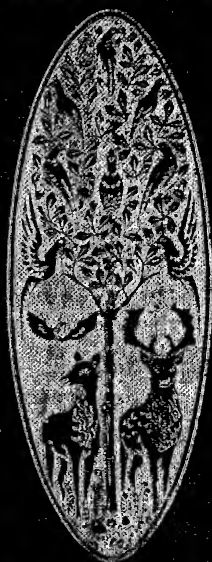


erbau und Tierleben

on R. Hesse und F. Doflein

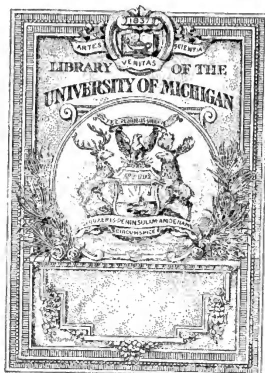


1. Band:

Der Tierkörper

s selbständiger Organismus.

g von B. G. Teubner. Leipzig-Berlin.


1837
ARTES
SCIENTIA
VERITAS
LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF MICHIGAN

Tierbau und Tierleben

in ihrem Zusammenhang betrachtet

von

Dr. Richard Hesse
Professor der Zoologie an der Landwirtschaftlichen Hochschule in Berlin

und

Dr. Franz Doflein
Professor der Zoologie und 2. Konservator der Zoolog. Staatssammlung in München

I. Band:

Der Tierkörper als selbständiger Organismus

von

R. Hesse



Leipzig und Berlin
Druck und Verlag von B. G. Teubner
1910

Der Tierkörper
als selbständiger Organismus

von

Richard Hesse

Mit 480 Abbildungen im Text und 15 Tafeln in Schwarz-, Bunt- und Lichtdruck nach Originalen von H. Genter, M. Hoepfel, E. L. Hoeß, E. Kißling, W. Kuhnert, C. Merculiano, L. Müller-Mainz, O. Vollrath und dem Verfasser



Leipzig und Berlin
Druck und Verlag von B. G. Teubner
1910

Dem Andenken

Carl Bergmanns

und

Rudolf Leuckarts

gewidmet

Vorwort.

Das Bedürfnis nach einer Darstellung des Tierreiches von biologischen Gesichtspunkten aus ist immer dringender geworden: der Zusammenhang der Form eines Tieres mit seiner Lebensweise, die Harmonie zwischen dem Bau eines Organes und seiner Tätigkeit fällt vielfach so in die Augen, daß es verlockend ist, diese Betrachtungsweise nach allen Richtungen durchzuführen, bis hinab zu den einfachsten Bestandteilen des Tierkörpers, zu den Geweben und den sie zusammensetzenden Zellen. Die Neubelebung der Abstammungslehre durch Darwin hatte die Arbeitskraft der Zoologen fast ganz auf das Gebiet der historischen, morphologischen Studien gelenkt: die vergleichende Formenkunde bot ja die schlagendsten Beweise für diese Lehre. Dadurch wurde für lange Zeit die biologische Betrachtungsweise völlig zurückgedrängt; mit Betrübnis habe ich oft genug die Erfahrung gemacht, daß das prächtige Buch, in dem diese Betrachtungsweise zum ersten Male im Zusammenhange durchgeführt wurde, die „anatomisch-physiologische Übersicht des Tierreiches" von C. Bergmann und R. Leuckart, jüngeren Zoologen und Physiologen nicht einmal dem Namen nach bekannt war. Nur wenige blieben auch während der Hochflut deszendenztheoretischen Interesses dieser Forschungsrichtung treu und verstanden es, sie mit der historischen Würdigung der Bauverhältnisse in fruchtbaren Zusammenhang zu bringen. Mehr und mehr haben sich, nachdem jetzt die Abstammungslehre zum sicheren Besitz der Wissenschaft geworden ist, auch die Studien der Forscher wieder anderen Aufgaben zugewandt und die biologische Forschung erfreut sich wieder allgemeiner Anerkennung, vor allem in Verbindung mit experimenteller Behandlung der Probleme. Wenn aber jetzt das Interesse für die biologische Betrachtung der Lebewelt so überaus weit verbreitet, wenn die Nachfrage nach einer Einführung in diese Betrachtungsweise so allgemein ist, so gebührt zweifellos ein großes Verdienst daran auch den Schulmännern, die mit feinem pädagogischen Gefühl und Verständnis hier das Heil für den naturwissenschaftlichen Schulunterricht suchten und fanden. Ihre Arbeit, verdienstvoll und erfolgreich für die Schule, kann nicht verfehlen, auch der biologischen Forschung mancherlei Anregung zu geben und die Aufmerksamkeit auf die zahlreichen dankbaren Aufgaben zu lenken, die auf diesem Gebiete noch zu lösen sind.

So sind denn die beiden Verfasser der Aufforderung, eine Biologie der Tiere auszuarbeiten, die vor mehr als sieben Jahren von der Verlagsbuchhandlung an sie erging, gerne gefolgt in der Überzeugung, daß damit einem wirklichen Bedürfnis abgeholfen werde. Die Teilung der Arbeit, wie sie jetzt durchgeführt ist, war sehr naheliegend: einerseits das Tier, unabhängig von der Außenwelt, nur in Hinsicht auf das Getriebe

seines Organismus, auf den Zusammenhang von Bau und Funktion betrachtet — andrerseits die Wirkung der äußeren Einflüsse und die Gegenäußerungen, zu denen der Organismus durch solche Einflüsse veranlaßt wird. Freilich hat sich, wie bei jeder künstlichen Teilung eines einheitlichen Stoffes, so auch hier ergeben, daß dieses Teilungsprinzip nicht konsequent durchgeführt werden kann, ohne daß dabei manchmal Stoffe getrennt werden mußten, die man sonst miteinander bearbeitet findet. So führt ja die Betrachtung der Fortpflanzung naturgemäß zu derjenigen der Brutpflege und diese weiter auf das Gesellschafts- und Staatenleben der Tiere; aber sowie das Ei vom Muttertiere losgetrennt ist, stellt es einen gesonderten Organismus vor, der auf das Muttertier wirken und von diesem beeinflußt werden kann. So ist also die Brutpflege zu der Staatenbildung in den zweiten Band verwiesen, — und solche Beispiele ließen sich viele anführen. Wenn sich wirklich daraus Nachteile ergeben sollten — und das bezweifeln wir — so stehen sie doch weit zurück hinter den Vorteilen, die unsere Verteilung des Stoffes für die Geschlossenheit der Darstellung mit sich bringt.

Ich muß gestehen, daß ich mir die Arbeit nicht so schwierig und langwierig vorgestellt habe, wie sie sich beim weiteren Eindringen erwies. Aber ich danke der Beschäftigung mit diesem Stoffe eine Fülle reinsten Genusses. Anregungen, die ich besonders in den Vorlesungen meines verstorbenen Lehrers Eimer und in den Vorlesungen Grenachers über allgemeine Zoologie erhalten hatte, die ich als Hallenser Student manchem Gedankenaustausch mit meinem Freunde O. Schmeil verdanke, die mir bei Lektüre und Naturbeobachtung zugeflossen waren, wurden doppelt lebendig und bildeten die Grundlage, auf der das Gebäude dieses Buches aufgerichtet wurde.

Das Buch ist so gehalten, daß jeder, der über eine gute Schulbildung verfügt, es verstehen kann; vor allem sind größere Vorkenntnisse auf dem Gebiete der Zoologie nicht vorausgesetzt. Überall, wo wir gute, nicht mißverständliche deutsche Bezeichnungen besitzen, sind die fremdsprachlichen Benennungen mindestens in zweite Linie gestellt. Die wissenschaftlichen Namen der Tiere sind zwar immer angeführt; aber wo ein einwandfreier deutscher Name vorhanden ist, sind sie nur, gleichsam zur Erläuterung, in Klammer beigesetzt. Etymologische Erklärungen fremdsprachlicher Fachausdrücke finden sich im Register. Vielleicht wird mancher die Darstellung zu schlicht und trocken finden; was die Kritik rühmend manchem populären naturwissenschaftlichen Werke nachsagt: „es liest sich wie ein Roman“, das wird niemand auf dies Buch anzuwenden versucht sein. Eine prickelnde und „geistreiche“ Darstellung wird sich um so leichter entbehren lassen, als der Stoff in so ungewöhnlichem Maße überall wieder fesselt und überrascht. Sachliche Klarheit war das Hauptziel.

Der beschränkte Raum des Buches gestattete es meist nicht, auf wissenschaftliche Streitfragen näher einzugehen; dann ist die Ansicht vorgetragen, die ich für die wahrscheinlichste halte; aber es ist nirgends versäumt zu betonen, daß ihr auch andere Auffassungen gegenüberstehen.

Das Literaturverzeichnis, das diesem Bande beigegeben ist, soll nicht etwa eine Aufzählung der von mir benutzten Bücher und Aufsätze bieten, sondern als Unterstützung für solche dienen, die irgendeine Frage näher verfolgen wollen. Deshalb sind dort besonders auch solche Werke aufgeführt, die zusammenfassende Übersichten über irgendein Gebiet geben und mit reichlichen Literaturnachweisen versehen sind; diese sind durch die beigesetzten Bezeichnungen (Z.) und (L.) kenntlich gemacht. Die Auswahl der hier aufgeführten Werke war schwierig; noch gar manches verdiente wohl dort zu stehen; aber auch hier wäre ein Zuviel eher verwirrend als fördernd gewesen.

Bei der Ausarbeitung des Buches habe ich von so vielen Seiten freundliche Unterstützung erfahren, daß ich gar nicht alle die Helfer nennen kann. Vor allem schulde ich Freund Doflein in München Dank für die genaue Durchsicht des ganzen Manuskripts und für vielfache Mitteilungen und Verbesserungen. Mein Bruder Paul Hesse in Venedig hat mir durch das kritische Lesen mehrerer Abschnitte einen willkommenen Dienst geleistet. Mein Assistent Dr. B. Klatt hat sich der mühevollen Anfertigung des Registers unterzogen und diese Arbeit in musterhafter Weise erledigt. Dem Kunstmaler Lorenz Müller-Mainz in München, dem trefflichen Kenner der Amphibien und Reptilien und ihrer Lebensweise, bin ich für manche feine Bemerkung zu Dank verpflichtet. Wie er, so haben auch die anderen obengenannten Künstler ihr Bestes geleistet, um das Buch trefflich auszustatten. Aber eine solche Ausstattung wäre nicht möglich gewesen ohne die Opferwilligkeit der Verlagsbuchhandlung, die meinen Wünschen weit entgegengekommen ist und keine Kosten gescheut hat. Sie alle sind an dem Zustandekommen des Werkes beteiligt. Das Buch selbst aber sende ich hinaus mit dem Wunsche, daß der Leser beim Studium desselben den gleichen Genuß finden möge, den mir die Ausarbeitung dieses anziehenden Stoffes bereitet hat.

Berlin-Wilmersdorf, Februar 1910.

R. Hesse.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Erstes Buch.

Statik und Mechanik des Tierkörpers.

Zweites Buch.

Der Stoffwechsel und seine Organe.

Drittes Buch.

Fortpflanzung und Vererbung.

Viertes Buch.

Nervensystem und Sinnesorgane.

Schluß.

Das Ganze und seine Teile.

Literaturverzeichnis.

Die mit (Z.) bezeichneten Werke bieten zusammenfassende Übersichten des betreffenden Gebietes, die mit (L.) bezeichneten enthalten eingehende Literaturverzeichnisse.

Zum Nachschlagen über systematisch-zoologische und vergleichend-anatomische Fragen sind zu empfehlen: Die Lehrbücher der Zoologie von J. E. V. Boas (5. Aufl. Jena 1908), C. Claus-Grobben (7. Aufl. Marburg 1905. (L.)), A. Goette (Leipzig 1902) und R. Hertwig (9. Aufl. 1910 (L.)); A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere. (L.) 2. Aufl. teilweise erschienen Jena 1900; C. Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen. Leipzig 1898 (Sehr anregend und inhaltsreich, aber schwer lesbar); R. Wiedersheim, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. (L.) (7. Aufl. 1909). Für entwicklungsgeschichtliche Fragen: E. Korschelt und K. Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, allgemeiner Teil, 1.—3. Lieferung. (L.) Jena 1902—1909. Spezieller Teil Jena 1900. O. Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere. (L.) 8. Aufl. Jena 1906. R. Bonnet, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte (Säuger). Berlin 1907. O. Hertwig, Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. 3 Bände, sehr ausführlich, von zahlreichen Gelehrten bearbeitet. (L.) Jena 1906. Für physiologische Fragen: L. Landois, Lehrbuch der Physiologie des Menschen. 2 Bände. 12. Aufl. Wien und Leipzig 1909; G. v. Bunge, Lehrbuch der Physiologie. 2 Bde. 2. Aufl. Leipzig 1905. N. Zuntz und Loewy, Lehrbuch der Physiologie. Leipzig 1910. Eine Fundgrube für ältere Literatur anatomischen und physiologischen Inhalts ist: H. Milne-Edwards, Leçons sur la Physiologie et l'Anatomie comparée. 9 Bde. Paris 1857—1870. Für physiologisch-chemische Fragen: E. Abderhalden, Lehrbuch der physiologischen Chemie. 2. Aufl. Wien und Leipzig 1909. Für allgemein biologische Fragen: C. Bergmann und R. Leuckart, Anatomisch-physiologische Übersicht des Tierreichs. Stuttgart 1855. F. Doflein, Lehrbuch der Protozoënkunde. Jena 1909. J. v. Uexküll, Leitfaden in das Studium der experimentellen Biologie der Wassertiere. (L.) Wiesbaden 1905, Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin 1909. Th. H. Morgan, Experimentelle Zoologie. Deutsche Übersetzung. (L.) Leipzig 1909.

Einleitung. Cl. Bernard, Leçons sur les phénomènes de la vie. Paris 1878. — O. Hertwig, Allgemeine Biologie. 3. Aufl. Jena 1909. — M. Verworn, Allgemeine Physiologie. 5. Aufl. Jena 1908. (L.). — J. Rosenthal, Allgemeine Physiologie. Leipzig 1901.

A. 1. H. Lotze, Artikel: Leben, Lebenskraft in Wagners Handwörterbuch der Physiologie 1. 1842. — Kochs. Kann die Kontinuität der Lebensvorgänge zeitweilig unterbrochen werden? Biol. Cbl. 10, 1890. S. 673. — E. Hering, Über das Gedächtnis als eine allgemeine Funktion der organisierten Materie. Almanach der Akad. d. Wissensch. Wien 1870. — 2. E. Weinland, Über Kohlehydratzersetzung ohne Sauerstoffaufnahme bei Ascaris, ein tierischer Gärungsprozeß. Zeitschr. f. Biologie 42. 1901. S. 55. — W. Kochs, Vorgänge beim Einfrieren und Austrocknen von Tieren und Pflanzensamen. Biol. Cbl. 12, 1892. S. 330. — P. Bachmetjew, Über die Temperatur der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 68. 1899. S. 521. Die Abhängigkeit des kritischen Punktes bei Insekten von deren Abkühlungsgeschwindigkeit. Ebenda 67. 1900. S. 529. — O. Taschenberg, Die Lehre von der Urzeugung sonst und jetzt. Halle 1882. (Z. L.) — 3. E. Albrecht, Vorfragen der Biologie. Wiesbaden 1899. 96 S. (L.). — O. Bütschli, Mechanismus und Vitalismus. Leipzig 1901. 107 S. (L.). — H. Driesch, Der Vitalismus als Geschichte und als Lehre. Leipzig 1905. — E. Rádl, Geschichte der biologischen Theorien seit dem Ende des 17. Jahrhunderts. Leipzig 1905—1909.

B. A. Gurwitsch, Morphologie und Biologie der Zelle. Jena 1904. (L.). — M. Heidenhain, Plasma und Zelle, in v. Bardelebens Handbuch der Anatomie des Menschen. 8. Bd. 1907. — 1. O. Bütschli, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Leipzig 1892. — L. Rhumbler, Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhaltes. Zeitschr. allg. Physiol. 1. Bd. S. 279 und 2. Bd. S. 183. (L.). — L. Rhumbler, Zellenmechanik

und Zellenlehre. Verh. Ges. D. Naturf. u. Ärzte. 1904. Allg. Tl. (Z.). — 2. E. Korschelt, Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkerns. Zool. Jahrb. Abt. f. An. 4. 1889. — M. Verworn, Die physiolog. Bedeutung des Zellkerns. Arch. f. d. ges. Physiol. 51. 1891. — R. Goldschmidt, Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen. Zool. Jahrb. Abt f. Anat. 21. 1904. S. 1.

C. E. Häckel, Generelle Morphologie der Organismen. 1. Bd. 1866. — C. Grobben, Über Arbeitsteilung. Wien 1889. — C. Rabl, Die Bedeutung des Prinzips von der Correlation in der Biologie. Biol. Cbl. 21. 1901. S. 401.

D. 1. R. Leuckart, Über einige Verschiedenheiten der Tiere und Pflanzen. Arch. f. Naturgesch. 17. 1851. S. 146. — C. Claus, Über die Grenze des tierischen und pflanzl. Lebens Leipzig 1863. 2. L. Döderlein, Über die Beziehungen nahe verwandter Tierformen zueinander. Zeitschr. f. Morphol. und Anthropol. 4. 1902. S. 394. — C. Nägeli, Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art. München 1865. — B. Huppert, Über die Erhaltung der Arteigenschaften. Rektoratsrede. Prag 1896. — R. Ackermann, Tierbastarde. Zusammenstellung der bisherigen Beobachtungen über Bastardierung im Tierreiche. Kassel 1898. — 3. Ch. Darwin, Über die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl. 1859. Mehrere deutsche Ausgaben. — G. Romanes, Darwin und nach Darwin. (Übersetzung.) 3 Bde. Leipzig 1892—1897. — A. Weismann, Vorträge über Deszendenztheorie. 2. Aufl. 1904.

E. E. Häckel, Systematische Phylogenie. 3 Bde. 1894—96.

Erstes Buch. A. 1. H. S. Jennings, Contributions to the Study of the Behaviour of lower Organisms. 1904. — P. Jensen, Die Protoplasmabewegung. Ergebn. d. Physiol. 1. Jg. 1903. (Z. L.). — 2. A. Pütter, Die Flimmerbewegung. Ergebn. d. Physiol. 2. Jg. 1904. (Z. L.). — W. Schewiakoff, Die Ursache der fortschreitenden Bewegung der Gregarinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. 58. 1894. S. 340.

B. 1. K. Langer, Der Gelenkbau der Arthrozoën. Denkschr. Akad. d. Wiss. Wien. 18. 1860. S. 99. — O. Fischer, Physiologische Mechanik, in Enzyklopädie der mathemat. Wissenschaften IV, 1. II. S. 62. — 2. V. Häcker, Die biologische Bedeutung der feineren Strukturen des Radiolarien-Skeletts. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. 39. 1904. S. 581. — R. Leuckart, Der Bau der Insekten in seinen Beziehungen zu den Leistungen und Lebensverhältnissen dieser Tiere. Arch. f. Naturgesch. 17. 1851. S. 1. V. Graber, Die mechanischen Werkzeuge der Tiere. Leipzig und Prag 1886. — E. J. Marey, La machine animale. Paris 1886. — H. v. Meyer, Das schwammige Knochengewebe. Biol. Cbl. 2. 1882. S. 24. — J. Wolff, Das Gesetz der Transformation der Knochen. Berlin 1892. — H. v. Meyer, Das menschliche Knochengerüst, verglichen mit dem der Vierfüßler. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abt. 1891. S. 292. — O. Fischer, Der menschliche Körper vom Standpunkte der Kinematik aus. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abt. 1893. S. 180. — 4. J. B. Pettigrew, Die Ortsbewegung der Tiere. Leipzig 1875. — E. J. Marey, Le mouvement. Paris 1893. — Ph. Knoll, Über protoplasmaarme und protoplasmareiche Muskulatur. Denkschr. Akad. d. Wiss. Wien 58. S. 633. — E. J. Marey, Les lois de la morphogénie chez les animaux. Arch. de physiologie, 5e série I. — O. Thilo, Sperrvorrichtungen im Tierreich. Biol. Cbl. 19. 1899. S. 504. — J. Schaffer, Sperrvorrichtungen an den Zehen der Vögel. Zeitschr. f. wiss. Zool. 73. 1903. S. 377. — 5. K. Brandt, Anpassungserscheinungen und Art der Verbreitung von Hochseetieren. — W. Ostwald, Theorie des Planktons. Biol. Cbl. 22. 1902. S. 596. — C. Wesenberg-Lund, Von dem Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Bau der Planktonorganismen und dem spezifischen Gewicht des Süßwassers. Biol. Cbl. 20. 1900. S. 606. — A. Jäger, Die Physiologie und Morphologie der Schwimmblase der Fische. Arch. f. d. ges. Physiol. 94. 1903. S. 65. — 6. R. Pearl, The Movements and Reactions of Freshwater Planarians. Quarterly Journal of Microsc. Science vol. 46. 1902. S. 509. — 7. B. Friedländer, Über das Kriechen der Regenwürmer. Biol. Cbl. 8. 1888. S. 363. — W. Biedermann, Die lokomotorischen Wellen der Schneckensohle. Arch. f. d. ges. Physiol. 107. S. 1—50. — F. Ahlborn, Über die Bedeutung der Heterocerkie für die Ortsbewegung. Zeitschr. f. wiss. Zool. 61. 1895. S. 1. P. Buffa, Muscolatura cutanea dei serpenti e locomozione. Atti Acc. Scienze Veneto-Trento-Istriana N. S. 1. 1904. — C. Rabl, Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 70. 1901. — Th. List, Der Bewegungsapparat der Arthropoden. I. Morph. Jahrb. 22. 1895. S. 380. II. Mitteil. Zool. Stat. Neapel. 12. 1895. S. 75. — G. Simmermacher, Untersuchungen über die Haftapparate an den Tarsalgliedern von Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. 40. 1884. S. 481. Haftapparate bei Wirbeltieren. Zool. Garten. 25. 1884. S. 289. — F. Weitlaner, Eine Untersuchung über den Haftfuß des Gecko. Verhandl. d. zool.-botan. Gesellsch. Wien. 52. 1902. S. 328.

— F. Ahlborn, Der Flug der Fische. Programm des Realgymn. d. Johanneum zu Hamburg 1895. — L. Döderlein, Über die Erwerbung des Flugvermögens bei Wirbeltieren. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. 14. 1900. S. 49. — E. J. Marey, Recherches sur le mécanisme du vol des Insectes. Arch. de l'Anat. et de la Physiol. 6. S. 19 und S. 349. — L. Bull, Mécanisme du mouvement de l'aile des insectes. Comptes rendus de l'Acad. d. Sciences. Paris. 138. 1904. S. 590. — E. J. Marey, Le vol des oiseaux. Paris 1890. — F. Ahlborn, Zur Mechanik des Vogelflugs. Abhandl. aus d. Gebiete der Naturwiss. Herausg. vom Naturw. Verein Hamburg. 14. 1896. — H. E. Ziegler, Die Geschwindigkeit der Brieftauben. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. 10. 1897. S. 238.

Zweites Buch. Lehrbücher von v. Bunge und Abderhalden vgl. oben. — O. v. Fürth, Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903. (Z. L.)

A. 1. C. Voit, Über die Theorien der Ernährung der tierischen Organismen. Denkschr. bayr. Akad. d. Wiss. München 1868. — C. Oppenheimer, Die Fermente und ihre Wirkungen. Leipzig 1909. — H. Jordan, Der gegenwärtige Stand der Frage nach der Eiweißverdauung bei niederen Tieren. Biol. Cbl. 27. 1907. S. 375. — 4. E. Weinland, Verdauung und Resorption bei Wirbellosen. (Z. L.) Handbuch der Biochemie herausg. von C. Oppenheimer, 3. Bd., 2. Hälfte. Jena 1909. — E. Metschnikoff, Über die intrazelluläre Verdauung bei Coelenteraten. Zool. Anz. 3. 1880. S. 261 und 5. 1882. S. 310. — F. Mesnil, Recherches sur la digestion intracellulaire et les diastases chez les Actinies. Annales de l'Institut Pasteur 15. 1901. S. 352. — Bosmaer und Pekelharing, Nahrungsaufnahme bei Schwämmen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Phys. Abt. 1898. S. 168. — Ch. Darwin, Die Bildung der Ackererde durch die Tätigkeit der Würmer. Ges. Werke. 14. 2. Aufl. 1899. — E. Spieß, Recherches sur l'appareil digestif de la sangsue (Hirudo) — et de l'Aulastome. Revue Suisse Zoologique 11. 1903, S. 151 und 12. 1904. S. 585. — H. Jordan, Die Verdauung und der Verdauungsapparat des Flußkrebses. Arch. f. ges. Physiol. 101. 1904. S. 263. — W. Biedermann, Beiträge zur vergl. Physiologie der Verdauung. I. Die Verdauung der Larve von Tenebrio molitor. Arch. f. ges. Physiol. 72. 1898. S. 105. — W. A. Nagel, Über eiweißverdauenden Speichel bei Insektenlarven. Biol. Cbl. 16. 1896. S. 51. — H. Wallengren, Zur Biologie der Muscheln. II. Die Nahrungsaufnahme. Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Afd. 2. Bd. 1 Nr. 2. — W. Biedermann und P. Moritz, Beiträge zur vergl. Physiologie der Verdauung. III. Über die Funktion der sogenannten Leber der Mollusken. Arch. f. ges. Physiol. 75. 1899. S. 1. — C. Röse, Das Zahnsystem der Wirbeltiere. Ergebn. d. Anat. u. Entwgesch. 4. 1896. S. 542 (Z.; L.). — C. S. Tomes, Anatomie der Zähne des Menschen und der Wirbeltiere, übersetzt von Holländer, Berlin 1877. — L. Kathariner, Über Bildung und Ersatz der Giftzähne bei Giftschlangen. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. 10. 1897. S. 55 und Mechanik des Bisses der solenoglyphen Giftschlangen. Biol. Cbl. 20. 1900. S. 45. — W. Lubosch, Universelle und spezialisierte Kaubewegungen bei Säugetieren. Biol. Cbl. 27. 1907. — A. Leiber, Vergl. Anatomie der Spechtzunge. Zoologica 22, 3. Heft. Stuttgart 1907. — A. Oppel, Lehrbuch der vergl. mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. 1. Magen, 1896. 2. Schlund und Darm, 1897. 3. Mundhöhle, Bauchspeicheldrüse und Leber, 1900. Jena. (Z. L.). — E. Babák, Über den Einfluß der Nahrung auf die Länge des Darmkanals. Biol. Cbl. 23. 1903. S. 477 u. 519. u. Cbl. f. Physiol. 18. Nr. 21. 1905. — J. P. Pawlow, Die Arbeit der Verdauungsdrüsen. Wiesbaden 1898. Das Experiment als zeitgemäße und einheitliche Methode medizinischer Forschung, dargestellt am Beispiel der Verdauungsdrüsen. Wiesbaden 1900. — F. Miescher-Ruesch, Statistische und biologische Beiträge zur Kenntnis vom Leben des Rheinlachses im Süßwasser. Katalog der internationalen Fischerei-Ausstellung zu Berlin 1880, Schweiz. Abgedruckt in Mieschers Gesammelten Aufsätzen, herausg. von W. His.

B. 1. P. Bert, Leçons sur la physiologie comparée de la respiration. Paris 1870. — E. F. W. Pflüger, Über die physiologische Verbrennung in den lebenden Organismen. Arch. f. ges. Physiol. 10. 1875. — K. Farkas, Der Energieumsatz des Seidenspinners während der Entwicklung im Ei und während der Metamorphose. Arch. f. d. ges. Physiol. 98. 1903. S. 490. — J. Bounhiol, Recherches sur la respiration des Annélides polychètes. Ann. Sc. Nat. Zool. (8) 18. S. 1. — K. Semper, Die Lunge von Birgus latro. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. 30. 1878. S. 282. — J. H. Stoller, On the Organs of Respiration of the Oniscidae. Zoologica Heft 23. Stuttgart 1899. — A. Goette, Über die Kiemen der Fische. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 69. 1901. S. 533. — E. Zander, Arbeiten über das Kiemenfilter der Fische in Zeitschr. f. wissensch. Zool. 75. 1903. S. 233, 84. 1906. S. 619, 85. 1906. S. 157. — U. Dahlgren, The Maxillary and Mandibular Breathing Valves of Teleost Fishes. Report fr. Zool. Bulletin II 3. Boston 1898. — S. Baglioni, Der Atmungsmechanismus der Fische. Zeitschr. f. allg. Physiol. 7. 1907. S. 177. — F. M. Baumert,

Die Respiration des Schlammpeitzgers. Breslau 1853. — E. Babák, Vergl. Untersuchungen über die Darmatmung der Cobitidinen und Betrachtungen über die Phylogenese derselben. Biol. Cbl. 27. 1907. S. 697. — G. Henninger, Die Labyrinthorgane bei Labyrinthfischen. Zool. Jahrb. Abt. f. An. 25. 1907. S. 251. — J. W. Spengel, Über Schwimmblasen, Lungen und Kiementaschen der Wirbeltiere. Zoolog. Jahrb. Suppl. VII. 1904. S. 729. — A. Goette, Über die Abstammung der Lungen. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. 21. — A. Milani, Beiträge zur Kenntnis der Reptilienlunge. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. 7. 1894. S. 545. — E. Gaupp, Der Atmungsmechanismus beim Frosch. Arch. f. Anat. u. Physiol. An. Abt. 1896. — M. Baer, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Atemwerkzeuge bei den Vögeln. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 61. 1896. — G. Fischer, Der Bronchialbaum der Vögel. Zoologica Heft 45. Stuttgart 1905. — Chr. Aeby, Der Bronchialbaum der Säugetiere und des Menschen. Leipzig 1880. — A. Narrath, Der Bronchialbaum der Säugetiere und des Menschen. Stuttgart 1901. — C. Hasse, Über die Atmung, den Bau der Lungen und die Form des Brustkorbes. Arch. f. Anat. u. Physiol. An. Abt. 1893. — V. Häcker, Der Gesang der Vögel, seine anatomischen und biologischen Grundlagen. Jena 1900. — J. A. Palmén, Zur Morphologie des Tracheensystems. Leipzig 1877. — O. Krancher, Bau der Stigmen bei den Insekten. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 35. 1881. S. 505. — R. Du Bois-Reymond, Über die Atmung von Dytiscus marginalis. Arch. f. Anat. u. Physiol. Phys. Abt. 1898. S. 378. — E. Schmidt-Schwedt, Larven der Wasserinsekten (Atmung!) in O. Zacharias, Die Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers. Leipzig 1891. —

C. W. Schewiakoff, Über die Natur der sogenannten Exkretkörner der Infusorien. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. 57. 1893. S. 32. — A. Kowalevsky, Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. Biol. Cbl. 9. 1889. S. 33. — J. Meisenheimer, Die Exkretionsorgane der wirbellosen Tiere. I. Protonephridien und typische Segmentalorgane. Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie 2. 1909. S. 275. (Z. L.) — E. S. Goodrich, The Nephridia of the Polychaeta. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. 43. 1900. — L. Bruntz, Contributions à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. Arch. de biologie 20. 1903. S. 217. — Th. Boveri, Die Nierenkanälchen des Amphioxus. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. 5. 1893. S. 429. — W. Felix und Bühler, Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane in O. Hertwigs Handbuch der vergl. und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. 3. Bd. 1. Tl. 1906. — A. Brauer, Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. III. Die Entwicklung der Exkretionsorgane. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. 16. 1902. S. 1. — D. Barfurth, Die Exkretionsorgane von Cyclostoma elegans. Zool. Anz. 7. 1884. S. 474. — J. Fahringer, Über das Vorkommen einer Speicherniere bei Carinaria mediterranea Pér. Lsr. Zool. Anz. 27. 1904. S. 7.

D. Malassez, Hämoglobingehalt der roten Blutkörperchen. Arch. de Physiologie (2) 4. 1877. S. 634. — M. Bethe, Beiträge zur Kenntnis der Zahl- und Maßverhältnisse der roten Blutkörperchen. Morphol. Arb. 1. 1891. S. 207. — 4. A. Lang, Beiträge zu einer Trophocöltheorie. Jena 1904. L. S. Schultze, Untersuchungen über den Herzschlag der Salpen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 35. 1901. S. 221. — W. Brünings, Zur Physiologie des Kreislaufs der Fische. Arch. f. ges. Physiol. 75. 1899. S. 599. — Hochstetter, Entwicklung des Blutgefäßsystems in O. Hertwigs Handbuch. Bd. 3. Tl. 2. 1906. — 5. Cl. Bernard, Leçons sur la chaleur animale. Paris 1876. — P. Bachmetjew, Über die Temperatur der Insekten. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 66. 1899. S. 521. — C. J. Martin, Thermal Adjustment and Respiratory Exchange in Monotremes and Marsupials. Proc. Roy. Soc. London 68. 1901. S. 352.

Drittes Buch. R. Leuckart, Artikel Zeugung in Wagners Handwörterbuch der Physiologie. 4. 1853. —

A. R. Hertwig, Mit welchem Recht unterscheidet man geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. München 1899. Heft 2. — M. Hartmann, Die Fortpflanzungsweisen der Organismen, Neubenennung und Einteilung derselben. Biol. Cbl. 24. 1904. S. 18. — 1b. E. Godlewski, Untersuchungen über Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilien. Arch f. Entw.-Mechanik 20. 1906. S. 579. — E. Zeller, Über die Befruchtung der Urodelen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 49. 1890. S. 583 und Untersuchungen über die Samenträger und den Kloakenwulst der Tritonen, ebenda 79. 1905. S. 171. — J. Steenstrup, Die Hektokotylusbildung bei Argonauta und Tremoctopus. Übersetzung. Arch. f. Naturg. 20, 1. 1856. S. 210. — G. Brandes, Die Begattung der Hirudineen. Abhandl. d. Naturf. Ges. Halle 22. 1901. S. 375. — W. Petersen, Die Entstehung der Arten durch physiologische Isolierung. Biol. Cbl. 23. 1903. S. 468. — R. Ackermann, Tier-

bastarde, vgl. oben Einl. D 2. — W. Roepke, Ergebnisse anatomischer Untersuchungen an Standfuß-schen Lepidopterenbastarden. I. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. 44. 1909. S. 1. — A. Lang, Über die Bastarde von Helix hortensis und nemoralis. Jena 1908. — H. Poll, Der Geschlechtsapparat der Mischlinge von Cairina moschata ♂ und Anas boschas ♀. Sitzungsber. Gesellsch. Naturf. Freunde Berlin 1906. S. 4. — 1c. Ch. Darwin, Die Abstammung des Menschen, 2. Teil die geschlechtliche Zuchtwahl 1870. Mehrere deutsche Ausgaben. — J. T. Cunningham, Sexual Dimorphism in the Animal Kingdom. London 1900. — K. G. Illig, Die Duftorgane der männlichen Schmetterlinge. Zoologica 38. Heft. Stuttgart 1902. — A. Kreidl und J. Regen, Physiologische Untersuchungen über Tierstimmen. I. Gryllus campestris. Sitzungsber. d. Akad. d. Wissensch. Wien 1905. — 1d. P. J. Moebius, Über die Wirkung der Kastration. Halle 1906. (L.). — J. Meisenheimer, Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. I. Jena 1909. — 1e. F. Müller, Zwitterbildung im Tierreich. Kosmos 17. 1885. S. 321. — P. Pelseneer, L'hermaphroditisme chez les mollusques. Arch. de biologie 14. 1896. S. 33. — E. Sekera, Über die Verbreitung der Selbstbefruchtung bei den Rhabdocoeliden. Zool. Anz. 30. 1906. S. 144. — 1f. O. Taschenberg, Historische Entwicklung der Lehre von der Parthenogenesis. Abhandl. d. Naturf. Ges. zu Halle 17. 1892. (Z. L.) — 2. F. v. Wagner, Zur Kenntnis der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma nebst allgemeinen Bemerkungen über Teilung und Knospung im Tierreich. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. 4. 1890. S. 349. — E. Korschelt, Regeneration und Transplantation. Jena 1907. (Z. L.). — T. H. Morgan, Regeneration. New-York 1901. (Z. L.). — A. Malaquin, Recherches sur les Syllidiens. Mémoires de la Société Sciences et Arts Lille. 1893. — 3. J. Steenstrup, Über den Generationswechsel. Übersetzt von C. H. Lorenzen, Kopenhagen 1842. — H. Adler, Über den Generationswechsel der Eichengallwespen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. 35. 1881. S. 151.

B. A. Weismann, Aufsätze über Vererbung und verwandte biologische Fragen Jena 1892 und Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung. Jena 1892. — Th. Boveri, Befruchtung. Erg. d. Anat. und Entwgesch. 1. 1892. Das Problem der Befruchtung. Jena 1902. Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena 1904. — K. Heider, Vererbung und Chromosomen. Jena 1906. (Z.) — V. Häcker, Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger. Erg. und Fortschr. d. Zoologie. 1. 1907. S. 1. (Z. L.) — L. Doederlein, Phylogenetische Betrachtungen. Biol. Cbl. 7. 1887. S. 394. — C. Detto, Die Erklärbarkeit der Ontogenese durch materielle Anlagen. Biol. Cbl. 27. 1907. — C. Correns, Vererbungsgesetze. Berlin 1905. (Z.) — A. Lang, Über die Mendelschen Gesetze, Art- und Varietätenbildung, Mutation und Variation, insbesondere bei unseren Hain- und Gartenschnecken. Verhandl. Schweiz. Naturforsch. Gesellsch. Luzern 1905. — V. Häcker, Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Zool. Jahrb. Suppl. 7. S. 161. (Z. L.) — 4. O. Schulze, Die Frage von den geschlechtsbildenden Ursachen. Arch f. mikr. Anat. 63. 1903. S. 197. — M. v. Lenhossék, Das Problem der geschlechtsbestimmenden Ursachen. Jena 1903. — Th. Boveri, Über Beziehungen des Chromatins zur Geschlechtsbestimmung. Sitzungsber. d. phys.-mediz. Ges. zu Würzburg. 1908/9.

C. 1. Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte von Korschelt und Heider. (Allg. Teil. Jena 1902—1909), O. Hertwig (8. Aufl. Jena 1906), R. Bonnet (Berlin 1907). — 2. A. Kirchhoff, Caspar Friedrich Wolff. Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Naturwissensch. 4. 1868. — W. Roux, Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft. Leipzig 1905. — O. Maas, Einführung in die experimentelle Entwicklungsgeschichte. Wiesbaden 1903. (Z. L.). — 4. A. Weismann, Über die Dauer des Lebens. Jena 1882. Über Leben und Tod. Jena 1884. — A. Goette, Über den Ursprung des Todes. Hamburg u. Leipzig 1883. — M. Hartmann, Tod und Fortpflanzung. München 1906. — E. Maupas, Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés. Arch. de Zool. expérim. et générale. (2. série). 7. 1890. S. 149.

Viertes Buch. A. M. v. Lenhossék, Der feinere Bau des Nervensystems im Lichte der neuesten Forschung. 2. Aufl. 1895. — A. Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. (L.). Leipzig 1903. — M. Verworn, Das Neuron in Anatomie und Physiologie. Verhandl. d. Gesellsch. D. Naturf. u. Ärzte. 72. Versamml. 1. Tl. 1897. S. 197. Auch separat. Jena 1897. — St. Apathy, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitt. d. zool. Station zu Neapel. 12. 1897. S. 495.

B. 1. Beer, Bethe und v. Uexküll, Vorschläge zu einer objektivierenden Nomenclatur in der Physiologie des Nervensystems. Biol. Cbl. 29. 1899. S. 517. — R. Weinmann, Die Lehre von den spezifischen Sinnesenergien. Hamburg u. Leipzig 1895. — J. Lubbock, Die Sinne und das geistige Leben der Tiere. Leipzig 1889. — A. Forel, Das Sinnesleben der Insekten. Übersetzt v. M. Semon.

München 1910. — 2a. M. Dessoir, Über den Hautsinn. Arch. f. Anat. u. Physiol., Phys. Abt. 1892. S. 175—339. — M. v. Frey, Beiträge zur Sinnesphysiologie der Haut. Ber. Verhandl. Sächs. Ges. Wissensch. Leipzig. Math.-physik. Kl. 46. 1894; 47, 1895; 49, 1897. — B. Hofer, Studien über die Hautsinnesorgane der Fische. I. Die Funktion der Seitenorgane bei den Fischen. Ber. d. bayr. Biolog. Versuchsstation in München. 1. 1907. S. 115. — 2b. M. Verworn, Gleichgewicht und Otolithenorgan. Arch. f. ges. Physiol. 50. S. 423. — A. Kreidl, Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinths. 2. Versuche an Krebsen. Sitzber. Akad. Wiss. Wien 1893. — Th. Beer, Vergl. physiologische Studien zur Statocystenfunktion I u. II. Arch. f. ges. Physiol. 73. 1898. S. 1 u. 74. 1899. S. 364. — A. Bethe, Über die Erhaltung des Gleichgewichts. Biol. Cbl. 14 1894. S. 95 u. 563. — A. Kreidl, Die Funktionen des Vestibularapparats. (Z. L.). Erg. d. Physiol. 5. S. 572. — 2c. A. Kreidl, Über die Perzeption der Schallwellen bei Fischen. Arch. f. ges. Physiol. 61. 1895 S. 450 u. 63. 1896. S. 581. — Th. Beer, Der gegenwärtige Stand unserer Kenntnisse über das Hören der Tiere. Wiener klin. Wochenschr. 1896. Nr. 39. — A. Lang, Ob die Wassertiere hören? Mitt. nat. Ges. Winterthur 1903, Heft 4. (Z.). — G. Retzius, Das Gehörorgan der Wirbeltiere. I. II. Stockholm 1881 u. 1884. — V. Graber, Die chordotonalen Sinnesorgane der Insekten. Arch. f. mikr. Anat. 21. S. 65. — J. Schwabe, Beiträge zur Morphologie und Histologie der tympanalen Sinnesorgane der Orthopteren. Zoologica Heft 50. Stuttgart 1906. (L.). — 4a. W. A. Nagel, Vgl. physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibliotheca zoologica Heft 15. Stuttgart 1894. — O. vom Rath, Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 61. S. 499. — 4b. H. Zwaardemaker, Die Physiologie des Geruchs. Leipzig 1895. — J. v. Uexküll, Über die Nahrungsaufnahme des Katzenhais. Zeitschr. f. Biol. 32. S. 548. — J. C. Herrick, Organ and Sense of Taste in Fishes. Bull. United States Fish.-Comm. 1902. S. 237. — E. Botezat, Die Nervenendapparate in den Mundteilen der Vögel. Zeitschr. f. wiss. Zool. 84. 1906. S. 205. — F. Kiesow, Physiologie des Geschmacksinns. Wundts philos. Studien 10, 12, 14. — 5. E. Hertel, Über die Beeinflussung des Organismus durch Licht, speziell durch die chemisch wirksamen Strahlen. Zeitschr. f. allg. Physiol. 4. 1904. S. 1. — Th. Beer, Über primitive Sehorgane. Wiener klin. Wochenschr. 1901. Nr. 11, 12, 13. Die Akkommodation des Auges in der Tierreihe, ebenda 1899. Nr. 42. Eingehende Untersuchungen über die Akkommodation in Arch. f. ges. Physiol. 53, 58, 67, 69, 73. — R. Hesse, Das Sehen der niederen Tiere. Jena 1908. (Z. L.). Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. I—VIII. Zeitschr. f. wiss. Zoologie 61, 62, 63, 65, 68, 70, 72. — A. Pütter, Organologie des Auges (Z. L.) in Graeffe-Saemisch, Handbuch der ges. Augenheilkunde. 2. Aufl. 2. Bd. — H. v. Helmholtz, Physiologische Optik. 3. Aufl. Band I. Hamburg 1909. — L. Mathiessen, Die neueren Fortschritte in unserer Kenntnis von dem optischen Baue des Auges der Wirbeltiere. Hamburg u. Leipzig 1891. (Z.). — C. Rabl, Über Bau und Entwicklung der Linse. Zeitschr. f. wiss. Zool. 63. S. 496, 65. S. 257, 67. S. 1. — G. Schleich, Das Sehvermögen der höheren Tiere. Tübingen 1896. (Z. L.). — S. Exner, Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten. Leipzig u. Wien 1891. — H. Grenacher, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879. — C. Chun, Atlantis. Biologische Studien über pelagische Organismen. Bibliotheca zoologica. 19. Heft. 1896. — R. Demoll, Die Physiologie des Facettenauges. (Z. L.). Erg. u. Fortschr. d. Zoologie 2. 1910. S. 431.

D. A. Bethe vgl. IV A. — O. u. R. Hertwig, Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878. — H. Jordan, Über reflexarme Tiere. Zeitschr. f. allg. Physiol. 7. 1907. S. 85 u. 8. 1908. S. 222. — L. Edinger, Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere. 7. Aufl. Leipzig 1904. (L.) — E. Flatau u. L. Jacobsohn, Handbuch der Anatomie und vergleichenden Anatomie des Zentralnervensystems der Säugetiere. I. Berlin 1899. — P. Flechsig, Gehirn und Seele. 2. Aufl. Leipzig 1896.

Schluß. E. Häckel: Arbeitsteilung in Natur- und Menschenleben. Leipzig 1909. — R. Metzner, Innere Sekretion, in Zuntz-Loewy, Lehrb. der Physiologie. (Z.). Leipzig 1910. S. 607. — W. Roux, Der Kampf der Teile im Organismus. Leipzig 1881 und gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen. 1. Bd. Leipzig 1895. — E. H. Starling, Die chemische Korrelation der Körpertätigkeiten. Verhandl. d. Ges. D. Naturf. Ärzte. 78. Vers. 1907. 1. Tl. S. 246. — L. Krehl, Über die Störung chemischer Korrelationen im Organismus. Leipzig 1907.

Einleitung

A. Vom Leben.

1. Die Kennzeichen des Lebens.

Nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse ist es unmöglich, eine umfassende, lückenlose Begriffsbestimmung dessen zu geben, was wir unter Leben verstehen. Die Vorbedingung dazu ist, daß das Wesen des Lebens völlig erkannt wäre, und diese Vorbedingung ist noch nicht erfüllt, und es ist zweifelhaft, ob sie jemals erfüllt sein wird. Anstatt uns daher bei den fruchtlosen Versuchen aufzuhalten, das Leben zu definieren, begnügen wir uns besser damit, es nach seinen Kennzeichen und nach seinen Bedingungen zu beschreiben.

Die Frage nach den Kennzeichen des Lebens läßt sich am besten in der Weise angreifen, daß man die Unterschiede zwischen Lebendigem und Totem aufsucht. Die Aufgabe erscheint auf den ersten Blick leicht, wenn man einen Stein mit einer Pflanze oder einem Tier vergleicht. Die Schwierigkeit zeigt sich erst, sobald man sich der Grenze von Leben und Tod nähert. Wodurch unterscheidet sich das abgefallene Blatt eines Haselstrauches von der ebenfalls abgefallenen reifen Nuß, die neben ihm liegt? Wir wissen aus der Erfahrung, daß jenes sich verfärbt, zersetzt und schließlich zerfällt, während aus dieser, wenn sie unter geeignete Bedingungen kommt, eine neue Pflanze hervorgeht. Aber in dem Augenblicke, wo sie beide eben abgefallen sind, können wir weder an dem einen noch an der anderen Lebensäußerungen wahrnehmen.

Zunächst ist das Leben immer an einen ganz bestimmten, eigentümlich zusammengesetzten Stoff gebunden, der als Protoplasma bezeichnet wird. Das Protoplasma und die von ihm abgeleiteten chemischen Produkte bauen sich zwar nur aus Grundstoffen oder Elementen auf, die auch in mineralischen Substanzen vorkommen. Aber sie sind trotzdem so bestimmt gekennzeichnet, daß man die Chemie dieser „organischen" Stoffe von derjenigen der „anorganischen" Verbindungen früher als grundsätzlich verschieden betrachtete. Alle organische Substanz, die auf der Erde verbreitet ist, stammt, soweit unsere Kenntnis reicht, nur von Lebewesen her, sei es als Ausscheidung während des Lebens, sei es als Zerfallprodukt nach dem Tode, wie Steinöl, Erdwachs, ja selbst kohlensaurer Kalk. Man hat nie beobachtet, daß anorganische Substanzen von sich aus, ohne Vermittlung eines Lebewesens, zu organischen Verbindungen zusammentreten. So glaubte man denn noch zu Anfang des 19. Jahrhunderts, daß ihr Aufbau nur unter der Einwirkung einer besonderen Kraft, der Lebenskraft, möglich sei. Diese Annahme wurde als irrtümlich erwiesen durch die berühmte Entdeckung Wöhlers, dem es im Jahre 1828 gelang, den Harnstoff, ein sehr verbreitetes tierisches Ausscheidungsprodukt, aus anorganischen Bestandteilen zusammenzusetzen. Seitdem hat sich die Zahl der in dieser Weise synthetisch dargestellten organischen Verbindungen außerordentlich vermehrt und ist noch in fortwährender Zunahme begriffen. Jetzt vermag die Geschicklichkeit der Chemiker höchst komplizierte organische Verbindungen aus einfachsten Bestandteilen aufzubauen. Der grundsätzliche Gegensatz zwischen anorganischer und organischer Chemie ist gefallen; für beiderlei Stoffe

gelten die gleichen Naturgesetze, und nur aus praktischen Gründen, wegen ihrer überaus großen Mannigfaltigkeit, behandelt man die Verbindungen des Kohlenstoffs gesondert von denen der übrigen Elemente und trennt organische und anorganische Chemie.

So viel ist sicher, daß die stoffliche Grundlage des Lebens nie aus anorganischen Verbindungen besteht. Es sind stets Kohlenstoffverbindungen, die sie bilden. Aber durchaus nicht alle organischen Verbindungen können Träger des Lebens sein; aus der großen Zahl derselben sind die Eiweißstoffe allein die auserwählten. Wo wir Leben finden, ist es an eiweißartige Verbindungen geknüpft; sie nennt man mit Recht Proteïnstoffe, d. h. Stoffe, denen der Vorrang zukommt. Aus ihnen setzt sich das Protoplasma zusammen, und sie werden uns unten noch näher beschäftigen. Aber auch wenn es gelingen sollte, Eiweißstoffe, wie sie den Körper der Organismen bilden, im Laboratorium herzustellen — und die Wahrscheinlichkeit, daß dies gelingen wird, ist durchaus nicht gering —, so ist damit doch nicht das Leben in der Retorte gemacht. Das Protoplasma ist keine einheitliche chemische Verbindung; sie stellt ein Vielfaches von solchen dar; wir dürfen sie uns auch nicht einfach als ein Gemisch von solchen vorstellen — so wenig wie man eine Taschenuhr als einen Haufen von Gold, Silber, Eisen und Glas bezeichnen kann. Die lebendige Masse besitzt eine bestimmte Anordnung ihrer Bestandteile, eine Organisation, wobei die einzelnen Verbindungen, die in ihr enthalten sind, in Wechselwirkung treten können: sie ist nicht bloß eine organische, sondern eine organisierte Substanz.

Wie dieser Aufbau des Protoplasmas beschaffen ist, darüber gibt es einstweilen nur Hypothesen. Jedenfalls aber liegt kein Grund vor, zu glauben, daß er der Erforschung unzugänglich sei. Daß dieser Organisation eine wesentliche Rolle beim Zustandekommen der Lebenserscheinungen zukommt, ist eine Annahme von höchster Wahrscheinlichkeit. Diese wird auch nicht dadurch herabgesetzt, daß mystische Auffassungen, die in dem Leben etwas Besonderes, von den anorganischen Naturerscheinungen durchaus Verschiedenes sehen wollen, häufig gerade diesen Aufbau des Protoplasmas als Angelpunkt für ihre Ausführungen nehmen.

Die stoffliche Zusammensetzung unterscheidet nun zwar das Lebewesen von den anorganischen Naturkörpern. Aber wenn man einen lebendigen mit einem toten Organismus vergleicht, etwa eine lebende Maus mit einer eben durch Chloroform getöteten, oder ein lebendes Haselblatt mit einem erfrorenen, so ergibt sich kein Unterschied in der stofflichen Beschaffenheit. In dem lebenden wie in dem frisch toten Organismus finden wir organisierte Substanz. Aber die Vorgänge, in deren Gefolge die Lebensäußerungen auftreten, haben in diesem aufgehört, in jenem gehen sie weiter. Diese Vorgänge, die das Lebende dem Toten gegenüber kennzeichnen, werden zusammengefaßt als Stoffwechsel.

Der Stoffwechsel ist das wesentliche Merkmal, durch das sich das Protoplasma von toter organisierter Masse unterscheidet. Er besteht in fortwährender Zersetzung und beständiger Neubildung von Protoplasma: das Leben ist ein beständiges Werden und beständiges Vergehen. Diese zwei Seiten des Stoffwechsels sind beide von der größten Wichtigkeit für das Zustandekommen von Leben.

Der Zerfall des Protoplasmas, die Dissimilation, ist eine Quelle von Energie und somit die Quelle der Lebensäußerungen. Es treten nämlich bei chemischen Reaktionen stets Umwandlungen der Energieverhältnisse auf: Wasser z. B. hat eine geringe chemische Energie; die beiden Elemente aber, aus denen es besteht, Wasserstoff und Sauerstoff, haben im freien Zustande eine hohe chemische Energie. Wenn sich Wasserstoff und Sauerstoff zu Wasser vereinigen, also in eine Verbindung von geringerer chemischer Energie

übergehen, so wird ein großer Teil ihrer chemischen Energie in anderer Form frei, als Wärme: die Reaktion geschieht unter Erhitzung. Man nennt das Wasser daher eine exothermische Verbindung. Will man eine solche wieder in ihre Elemente zerlegen, so muß man ihr wiederum so viel Energie zuführen, als bei ihrer Entstehung aus den Elementen frei wurde; so kann man Wasser durch den elektrischen Strom oder durch Erhitzung des Dampfes auf über 1000° wieder in Wasserstoff und Sauerstoff spalten. Die Verbindung von Wasserstoff und Jod dagegen geschieht unter Verbrauch von Wärme. Der Jodwasserstoff, der so entsteht, hat eine größere chemische Energie als seine Grundbestandteile zusammen; er ist eine endothermische Verbindung, und wenn er in seine Bestandteile zerfällt, wird die bei seiner Entstehung verbrauchte, d. h. in chemische Energie verwandelte Wärme wieder frei. Die chemischen Stoffe im Protoplasma sind ebenfalls endothermische Verbindungen von hoher chemischer Energie. Sie entstehen z. B. in den grünen Blättern der Pflanzen aus einfachen Verbindungen von geringer chemischer Energie, nämlich aus Kohlensäure, Wasser und verschiedenen, besonders stickstoffhaltigen Salzen; die große bei dieser Entstehung verbrauchte, d. h. gebundene Energie liefert die Sonne in Gestalt von Licht und Wärme. Wenn die Eiweißstoffe des Protoplasmas wieder in Verbindungen von geringerer chemischer Energie zerfallen, so wird der Überschuß an Energie in anderer Form, als Wärme oder als Bewegung, frei. Der Vorgang ist ein ganz ähnlicher wie beim Verbrennen des Erdöls in unseren Lampen. Der Brennstoff zerfällt und seine Elemente verbinden sich mit Sauerstoff zu Kohlensäure und Wasser, also zu Verbindungen von geringer chemischer Energie; dabei wird Energie frei, die wir als Licht und Wärme empfinden.

Damit die Kräfte zu den Lebensäußerungen frei werden, muß der Lebensstoff zerfallen: „nur das Vergängliche ist lebend", sagt Lotze. Durch die Dissimilation werden also die Kräfte geliefert, die in den Lebensäußerungen der Organismen unserer Beobachtung zugänglich werden. Am meisten fallen sie uns in die Augen, wenn sie in Bewegung umgesetzt werden. Andere dienen der Einführung von Verbrauchsstoffen, der sogenannten Nahrung, in den Körper. Noch andere bewirken die Verarbeitung dieser Nahrung: sie spielen eine Rolle bei der anderen Seite des Stoffwechsels, bei der Assimilation.

Wenn die chemischen Vorgänge im Protoplasma sich auf die geschilderten Zersetzungen beschränkten, so würde sich dessen Substanz bald aufzehren wie das Erdöl der Lampe. Aber dem Zerfall, der Dissimilation, steht ergänzend der Aufbau, die Assimilation gegenüber. Die aufgenommenen unorganisierten Nahrungsstoffe verarbeitet das Protoplasma zu neuer organisierter Substanz: es ähnelt sich diese Stoffe an, es assimiliert sie. So wird verhindert, daß die Lebewesen sich aufzehren dadurch, daß sie leben. Das Verharren im Wechsel, wie sie es zeigen, wird nur durch diese wunderbare Eigentümlichkeit des Protoplasmas ermöglicht. Der alte Stoff ist geschwunden, ein neuer ist an seine Stelle getreten; aber dieser neue ist ganz das Abbild des alten; er bewahrt, gleichsam in treuem Gedächtnis, die Eigenschaften des Vorgängers. Diese schöpferische Neubildung von seinesgleichen ist das größte Rätsel unter den Vorgängen, die sich am Protoplasma abspielen. Sie ist die Grundlage für viele Erscheinungen, die wir als Besonderheiten des Lebens betrachten. Wenn die Assimilation stärker ist als die Dissimilation, wenn der Ersatz den Verbrauch überwiegt, so vermehrt sich die organisierte Substanz: es tritt das ein, was wir Wachstum nennen. Und trennt sich ein Teil des zugewachsenen Stoffes vom alten ab, als neues Lebewesen, als Nachkomme gleichsam, so ist

infolge der assimilatorischen Schöpfertätigkeit dieser Nachkomme dem Vorfahren gleich: die Assimilation ist auch die Grundlage der Vererbung. Man könnte die Fähigkeit zu assimilieren als das Gedächtnis des Protoplasmas bezeichnen. Wenn sich jedoch bei der Assimilation kleine Abweichungen des neugebildeten Stoffes vom assimilierenden ergeben und damit auch die Leistungen der neuen Substanz etwas verändert sind gegenüber denen der alten, so haben wir das, was als Variabilität bezeichnet wird: auch die Variabilität, die Grundlage der Mannigfaltigkeit und des Formenreichtums der Lebewelt, hängt mit dem Vorgange der Assimilation zusammen. Wer das Rätsel der Assimilation löst, der wird auch den Schlüssel haben für die weiteren Rätsel, die uns Vererbung und Variabilität bieten.

Wenn unsere Sinnesorgane es gestatten würden, die feinsten Veränderungen im Protoplasma zu beobachten, wir würden erstaunen über die Fülle der Bewegung in den kleinsten Teilchen, über das fortwährende Einreißen und Wiederaufbauen, das sich etwa an dem, für unsere stumpfen Sinne, ja selbst für die mikroskopische Beobachtung regungslosen Laubblatt im Sonnenlichte, oder in der Leber eines Kaninchens nach der Mahlzeit abspielt; wir würden erstaunen über diese lebhafte Tätigkeit, deren Vorhandensein wir nur aus ihren Folgen erschließen können.

Die für uns wahrnehmbaren Lebensäußerungen, die der Dissimilation entspringen, sind Bewegung und Erwärmung sowie das Auftreten von Zersetzungsprodukten des Protoplasmas. Die Wirkung der Assimilation erkennen wir nur dann, wenn der Aufbau den Zerfall übertrifft, als Wachstum. Bei den Tieren ist die Wirkung der Dissimilation besonders auffällig, bei den Pflanzen springen die Folgen der Assimilation mehr in die Augen. Bei vielen Lebewesen sind zuzeiten Bewegung und Wachstum so gering, daß nur die Bildung von Ausscheidungsstoffen als allgemeinstes Kennzeichen des Stoffwechsels übrigbleibt; häufig läßt sich nur hieran die lebende organisierte Substanz von der toten unterscheiden. An dem Keimbezirk auf dem Dotter des Hühnereies, der noch wochenlang nach der Ablage des Eies durch Bebrütung zur Entwicklung angeregt werden kann, also noch lebend ist, lassen sich weder Bewegungs- noch Wachstumserscheinungen nachweisen, bevor die Bebrütung beginnt. Aber eine geringe Ausscheidung von Kohlensäure beweist, daß ein geringster Stoffwechsel darin andauert.

Es gibt jedoch Fälle, wo an organisierten Körpern auch nicht die geringsten Spuren von Lebenstätigkeit mit unseren Mitteln nachweisbar sind, und doch die weitere Beobachtung lehrt, daß diese Körper nicht tot sind. Man hat völlig trockene Pflanzensamen in ein Glasrohr eingeschlossen, dieses luftleer gemacht und dann zugeschmolzen. Nach mehreren Monaten war in dem Glasrohr keine Spur von Kohlensäure nachweisbar; die Samen aber keimten, als sie ausgesät wurden, hatten also ihre Lebensfähigkeit vollkommen bewahrt. Diesen Ruhezustand eines Organismus vergleicht man sehr treffend mit dem eines aufgezogenen Uhrwerks, an dem der Pendel angehalten ist. Er muß wohl vom Tode unterschieden werden; als Leben kann man ihn nicht ohne weiteres bezeichnen, wohl aber als latentes Leben oder auch Scheintod.

Ähnliche Erscheinungen, wie sie von den Pflanzensamen erwähnt werden, sind von manchen winzigen Tieren bekannt. Wenn man den trockenen Staub aus Dachrinnen oder aus Moosrasen, die auf Felsen wachsen, oder von dem Flechtenüberzug der Baumstämme sammelt und auf einem Glasplättchen, mit Regenwasser angefeuchtet, unter dem Mikroskop betrachtet, so kann man nach einer halben Stunde darin kleine Tierchen beobachten: teils sind es Rädertiere (Abb. 1), die sich mit ihrem fernrohrartig einziehbaren

„Fuß" oder mit dem Wimperorgan ihres Vorderendes bald träger, bald lebhafter durch das Wasser bewegen und ihr Kauorgan in kräftige Tätigkeit setzen; teils sind es Bärtierchen, die mit ihren acht kurzen krallenbewehrten Füßen langsam dahin krabbeln. Läßt man das Wasser, das sie umgibt, verdunsten, so trocknen sie mehr und mehr ein und bleiben als unkenntliches, winziges Körnchen auf dem Glasplättchen zurück. Nach Monaten, ja nach Jahren kann man dieses Restchen durch Zusatz von Wasser zum Aufquellen bringen und aufs neue beleben. Von Bärtierchen ist beobachtet, daß sie nach 3 Jahren latenten Lebens wieder zum Aufleben gebracht werden konnten. Kleine Fadenwürmer, wie die Weizenälchen (Tylenchus scandens Schn.), die sich als Larven zu 8—10 in sogenannten gichtkranken Weizenkörnern finden, können in diesem Zustande völlig bewegungslos und ohne Lebensäußerungen jahrelang verharren und kommen dann beim Benetzen wieder zum Leben, nach einem Berichte sogar noch nach 27 Jahren.

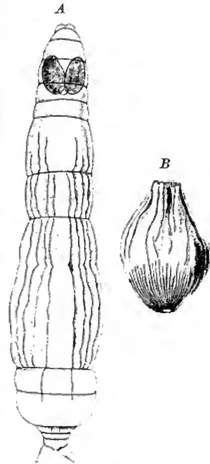


Abb. 1. Rädertier (Callidina symbiotica Zel.) A im ausgestreckten Zustand mit eingezogenem Räderorgan, B kontrahiertes, eingetrocknetes Tier. Vergr. 250fach. Nach Zelinka.

In diesen Fällen, bei Rädertieren, Bärtierchen und Fadenwürmern, macht die ungemein geringe Größe es unmöglich, in ähnlicher Weise, wie das oben von Pflanzensamen geschildert ist, auf Spuren von Stoffwechselprodukten zu untersuchen. Bei höheren Tieren kennen wir die Erscheinungen des Scheintodes nicht. Jedenfalls darf das nicht hierher gerechnet werden, was von dem willkürlich herbeigeführten „Scheintod" indischer Fakire berichtet wird: sie sollen sich unter Anhalten des Atems und Rückschlagen der Zunge in einen todesähnlichen Zustand versetzen und darin wochenlang verharren können, um dann wieder zum Leben zurückzukehren. Die zahlreichen, zum Teil von europäischen Zeugen bestätigten Berichte darüber begegnen noch vielfach starken Zweifeln. Eine fachmännische Untersuchung fehlt ganz, und so läßt sich über die genaueren Vorgänge dabei nichts aussagen. Wenn sich die Angaben bestätigen, so liegt hier doch wohl kaum ein wirklicher Scheintod im Sinne der oben geschilderten Erscheinungen vor, sondern nur eine starke Herabminderung der Lebenserscheinungen, wie sie vom Winterschlaf vieler Tiere bekannt und gut untersucht ist.

So ist es also nicht in allen Fällen möglich, einen Unterschied zwischen lebenden und toten Organismen anzugeben. Im allgemeinen aber können wir den Stoffwechsel innerhalb einer bestimmt zusammengesetzten, überwiegend aus Eiweißstoffen bestehenden Substanz als Kennzeichen des lebenden Organismus im Gegensatz zu leblosen organisierten Körpern festhalten.

2. Die Bedingungen und Grenzen des Lebens.

Das Leben ist auf der Erde beinahe überall verbreitet: auf dem Land, im Wasser, im Boden und in der Luft, in der Tiefe unterirdischer Höhlen und auf den Gipfeln der Berge, unter den senkrechten Strahlen der Tropensonne und an den Küsten des Eis-

meeres. Immerhin gibt es Stellen, wo wir es vermissen: im Innern von Schnee und Eis, in sehr heißen Quellen und in den Schlünden tätiger Vulkankrater fehlt jede Spur von Leben. Es sind eben eine Anzahl von Bedingungen, die zusammentreffen müssen, damit Leben bestehen kann. Wo auch nur eine dieser Bedingungen fehlt, ist Leben, sowohl tierisches wie pflanzliches, ausgeschlossen.

Die Lebensäußerungen gehen, wie wir sahen, unter einem stetigen Energieverbrauch und damit zugleich Stoffverbrauch vor sich, und die lebende Substanz würde sich im Leben aufzehren, wenn nicht immer wieder Stoffe und Energie zugeführt würden, die zur Erhaltung der Substanz und ihrer Leistungen beitragen.

Die Stoffe, die der Organismus zum Leben braucht, bezeichnet man als Nahrung im weitesten Sinne. Sie dienen nicht alle unmittelbar als Material für den Aufbau neuen Protoplasmas; eine Anzahl von ihnen ist notwendig als Mittel zur Erhaltung des Stoffwechsels.

Mit dem Stoffzerfall im Protoplasma hängt aufs engste der beständige Verbrauch von Sauerstoff, die Atmung, zusammen. Es scheint, daß das Protoplasma bei seiner Lebenstätigkeit in Verbindungen zerfällt, die den Sauerstoff gierig aufnehmen und mit ihm weiter zerfallen. Die Sauerstoffaufnahme oder Oxydation ist also nicht eine Folge der chemischen Aktivität des Sauerstoffs, sondern sie ist ein Lebensvorgang des Protoplasmas. Als schließliches Ergebnis der Zersetzung entstehen Kohlensäure, Wasser und eine Anzahl stickstoffhaltiger Verbindungen wie Harnstoff oder Harnsäure und ihre Abkömmlinge. Die Atmung der lebenden Substanz ist ein ganz ähnlicher Vorgang, wie er bei der Verbrennung organischer Stoffe beobachtet wird. Man hat sie daher direkt als physiologische Verbrennung bezeichnet; nur geschieht diese in langsamerem Tempo und daher mit geringerer Wärmeentwicklung und ohne Feuererscheinung. Wenn schon durch den Zerfall der stark endothermischen Eiweißstoffe Energie frei wird, so ergibt die Oxydation dieser ersten Zerfallstoffe noch weitere Mengen freier Energie, und der Zerfall geht im allgemeinen so lange fort, bis die gleichen Endprodukte entstehen wie bei der Verbrennung, nämlich Kohlensäure und Wasser. Die Summe der freiwerdenden Energie ist dann ebenso groß, wie bei der Verbrennung der zersetzten Stoffmenge, sie ist, kurz gesagt, gleich der Verbrennungswärme derselben.

Die fortwährende Aufnahme von Sauerstoff ist eine Grundbedingung für die Fortdauer des Lebens. In reinem Wasserstoff hört Bewegung und Erregbarkeit des Protoplasmas in pflanzlichen und tierischen Zellen auf, z. B. in den Haaren der mit den Schwertlilien verwandten Tradescantia oder in Amöben, wo sonst die Plasmaströmung leicht zu beobachten ist. Frösche, die bei niedriger Temperatur in reinem Stickstoff gehalten wurden, verloren allmählich ihre Reizbarkeit vollständig und bekamen sie in der atmosphärischen Luft wieder. Ja manche warmblütigen Tiere sind gegen Sauerstoffmangel so empfindlich, daß schon nach wenigen Sekunden der Tod eintritt, wenn ihnen der Sauerstoff entzogen wird. Freier Sauerstoff steht denn auch den Lebewesen in der atmosphärischen Luft und im Wasser, das im Naturzustande stets Luft gelöst enthält, immer in genügender Menge zur Verfügung.

Bei der Allgemeinheit des Sauerstoffbedürfnisses der Lebewesen mußte der Befund in allerhöchstes Staunen setzen, daß es Organismen gibt, die zeitweilig oder dauernd ohne freien Sauerstoff zu leben vermögen. Man nennt solche Anaërobien, die Erscheinung Anaërobiose. So können viele Pilze und Bakterien bei Abschluß von Sauerstoff leben und sich vermehren, z. B. die Hefepilze in zuckerhaltigen Lösungen wie Trauben-

saft. Ja es gibt Bakterien, die bei Anwesenheit freien Sauerstoffs überhaupt nicht leben können; er wirkt auf sie wie Gift. Auch bei manchen im Darm schmarotzenden Würmern, z. B. den Spulwürmern (Ascaris) läuft der gesamte Lebensprozeß ohne Aufnahme von Sauerstoff ab. Ihre Lebensenergie scheinen solche Wesen nur aus Spaltungsprozessen, ohne Oxydation der Spaltungsprodukte, zu gewinnen; bei den Spulwürmern geschieht dies durch Zersetzung von Glykogen, der sogenannten tierischen Stärke, in Kohlensäure und niedere Fettsäuren, besonders Valeriansäure. Auch manche höheren Pflanzen und Tiere können wenigstens für einige Zeit den freien Sauerstoff entbehren und trotzdem unter Ausscheidung von Kohlensäure weiterleben. Hier werden also die Zerfallprodukte des Protoplasmas oxydiert; der dazu notwendige Sauerstoff aber wird der organischen Substanz des Lebewesens selbst entzogen, was natürlich nur unter Zersetzung derselben möglich ist. Diese Art der Sauerstoffbeschaffung oder Atmung wird als intramolekulare Atmung bezeichnet. Auf die Dauer vermag natürlich diese das Leben nicht zu unterhalten.

Unumgänglich notwendig für das Leben ist ferner das Wasser. Die Eiweißstoffe des Protoplasmas sind beim lebenden, funktionierenden Organismus stets im Wasser gelöst, so daß das Protoplasma selbst eine mehr oder weniger zähflüssige Konsistenz hat und oft zu lebhaftem Fließen fähig ist. Dieser Wassergehalt ist notwendig, um die für den Stoffwechsel unentbehrlichen Saftströmungen zwischen den einzelnen Teilen des Protoplasmas sowie zwischen diesem selbst und der Außenwelt zu ermöglichen, und um manche beim Stoffwechsel entstehenden chemischen Verbindungen zu lösen oder zu zersetzen. Die Menge des Wassers in den Lebewesen überrascht uns zunächst: die holzigen Teile der Pflanzen bestehen zur Hälfte aus Wasser, saftige Kräuter zu drei Vierteln; manche Früchte enthalten 90—95%, viele Wasserpflanzen, besonders Algen, sogar 95—98% Wasser. Der Körper des Menschen besteht zu zwei Dritteln aus Wasser, die so fest erscheinenden Muskeln, das Fleisch der Säugetiere sogar zu drei Vierteln; die Weichteile der Weinbergschnecke enthalten im Durchschnitt 85%, die der Auster 80%, die der Herzmuschel über 90% Wasser; die Quallen bestehen zu 95—98% aus Wasser; ja bei manchen durchsichtigen Meerestieren, wie dem Venusgürtel (Cestus veneris Lsr.) und manchen Salpen, übersteigt der Wassergehalt 99%.

Die Wasserentziehung führt daher meist sehr bald den Tod der Lebewesen herbei: Pflanzen welken bei anhaltender Dürre, ja in unseren Breiten, wo die Luft nur selten ganz mit Wasserdampf gesättigt ist, vermögen nur solche Tiere dauernd an der freien Luft zu leben, die, wie die Insekten und Spinnen, durch einen harten, undurchlässigen Chitinpanzer, oder durch ausgiebige Verhornung der obersten Hautschichten, wie die höheren Wirbeltiere, vor Wasserabgabe geschützt sind.

Dagegen besitzen manche Lebewesen die Fähigkeit, einen größeren Wasserverlust zu überleben, aber nur unter zeitweiliger Einstellung ihres Stoffwechsels: viele Lebermoose, Flechten und Algen, die auf nacktem Felsen wachsen, können austrocknen ohne Schaden zu nehmen; die auf den mexikanischen Hochebenen wachsende Selaginella lepidophylla Spring. wird während des regenlosen Sommers jener Landstriche für Monate völlig lufttrocken, um bei neuem Regen ihre Lebenstätigkeit wieder aufzunehmen. Unter den Tieren können die schon erwähnten Fadenwürmer, Rädertierchen und Bärtierchen völlig eintrocknen und in Scheintod verfallen, um erst bei erneuter Anfeuchtung aufzuleben. Aber auch im Zustande völliger Lufttrockenheit ist noch hygroskopisch gebundenes Wasser vorhanden. Wird auch das entfernt, geschieht z. B. bei Rädertieren die Austrocknung im völlig luft-

leeren Raume über Schwefelsäure, so geht mit diesem letzten, hygroskopisch gebundenen Wasser auch die Fähigkeit der Wiederbelebung verloren: es tritt der Tod ein.

Die übrigen von den Lebewesen aufgenommenen Stoffe dienen zum Aufbau von Protoplasma und werden als Nahrung im engeren Sinne bezeichnet. Sie sind verschieden je nach der Natur der Lebewesen. Die grünen Pflanzen brauchen Kohlensäure, die sie aus der Luft aufnehmen, sowie stickstoffhaltige Verbindungen wie Abkömmlinge des Ammoniaks und Salze der Salpetersäure und einige Mineralstoffe, die sie durch die Wurzeln zugleich mit dem Wasser aus dem Boden saugen. Alle Tiere aber, und unter den Pflanzen die Moderpflanzen (Saprophyten) und die Schmarotzer (Parasiten), nehmen organische Stoffe auf, also Verbindungen von komplizierterer Zusammensetzung: Eiweißstoffe, Stärke und Zucker, Fette u. dgl.

Die Nährstoffe werden gleicherweise zum Aufbau von Körpersubstanz verbraucht, sie werden assimiliert. Aber bei dem Aufbau dieser hochzusammengesetzten Verbindungen aus einfacheren wird Energie verbraucht. Die organischen Stoffe, die den Tieren und einigen Pflanzen zur Nahrung dienen, enthalten schon große Mengen gebundener chemischer Energie; um aus ihnen vollends Protoplasma aufzubauen, ist verhältnismäßig wenig Energie notwendig, und diese wird bei dem Stoffwechsel durch den Abbau anderer Verbindungen gewonnen. „Alle vom Tiere aufgewandte Energie wird ihm in letzter Linie in der Form der chemischen Energie seiner Nahrungsstoffe zugeführt" (Rob. Mayer). Dagegen sind die Nährstoffe der grünen Pflanzen sehr einfach zusammengesetzt; es sind exothermische Stoffe, die wenig gebundene Energie enthalten. Aus ihnen werden im weiteren Verlauf die hochzusammengesetzten, endothermischen Stoffe gebildet wie Eiweißstoffe, Stärke, Zucker, Fette, Harze, organische Säuren u. dgl. m., die alle eine hohe chemische Energie besitzen. Für die Assimilation ihrer Nährstoffe braucht daher die grüne Pflanze einen weit größeren Betrag von Energie als das Tier. Um diesen zu liefern, würden die durch Dissimilation in der Pflanze frei werdenden Energiemengen bei weitem nicht genügen. Hier muß Energie von außen zugeführt werden, und diese Energie ist das Licht. In der grünen Pflanze geschieht die Bildung der lebenden Substanz und der Vorratsstoffe, die hier Assimilation schlechthin genannt wird, auf Kosten der strahlenden Energie, die von der Sonne ausgeht, unter Vermittlung der grünen Substanz der Pflanzen, des sogenannten Blattgrüns oder Chlorophylls. In der Dunkelheit hört diese Assimilation ganz auf, und ihr Betrag richtet sich nach dem Maße der Bestrahlung. Für die grüne Pflanze ist also das Licht eine notwendige Lebensbedingung, ohne die sie nicht bestehen kann; in der Dunkelheit eines Kellers können die Pflanzen nicht wachsen und gehen schließlich zugrunde.

Die Tiere und die von organischen Stoffen lebenden Pflanzen, denen das Blattgrün meist vollkommen fehlt, sind nicht so unmittelbar vom Licht abhängig. Vielen Tieren ist zwar das Licht zu ihrem Gedeihen notwendig. Andere aber vermögen ganz ohne dasselbe zu leben; man denke nur an die große Anzahl von Tierarten, die ständig in unterirdischen Höhlen leben, und an die Eingeweidewürmer. Ebenso wachsen viele chlorophyllfreie Pflanzen in völliger Dunkelheit, z. B. zahlreiche Pilze. Aber die Tiere und diese Pflanzen können nicht ohne organische Nahrung leben. Der Aufbau organischer Substanzen aus anorganischen Stoffen geschieht jedoch in der Natur nur durch die Tätigkeit der chlorophyllführenden Pflanzen, also unter Vermittlung des Sonnenlichts. Die chemische Energie, die in diesen organischen Stoffen aufgehäuft liegt, ist nichts anderes als umgewandeltes, aufgespeichertes Sonnenlicht. Daher ist auch die durch den

Stoffwechsel der Tiere aus den Nahrungsstoffen wieder frei werdende Energie nur eine Umwandlung der strahlenden Energie der Sonne: die Arbeit, die der Vogel beim Flug leistet, die Wärme, die in unserem Blut durch den Körper strömt, die molekularen Bewegungen in den Ganglienzellen des Hirnes, die den Gedanken des Dichters begleiten, sie alle sind in letzter Linie umgewandelte Sonnenenergie.

Ohne die Sonne, die Tag für Tag unendliche Mengen von Energie auf die Erde herabschickt, wäre das Leben hier unmöglich. Ja die Tätigkeit der Sonne hat noch weit mehr als den geschilderten Anteil an der Verbreitung des Lebens auf der Erde. Das Wasser, das seiner Schwere folgend überall nach den tiefsten Stellen zusammenläuft, wird von der Sonne in Dampfform gehoben, bildet Wolken und fällt von diesen aus als Regen oder Schnee wieder auf die Erdoberfläche nieder. Durch der Sonne Arbeit wird also das feste Land bewohnbar, dem sonst mit dem Wasser eine Grundbedingung für das Leben fehlen würde. Das Wasser wiederum bewirkt die Zersetzung der Gesteine; es erschließt damit die für das Pflanzenleben notwendigen Mineralbestandteile; es sprengt durch seinen Anprall beim Herabfallen kleinste Teilchen von der Oberfläche ab und löst manche der Bestandteile; es dringt in Spalten und Ritzen ein, erweitert diese, besonders wenn es darin gefriert, und sprengt so Felsen auseinander.

Die Sonne ist aber auch die Hauptquelle für eine weitere Bedingung des Lebens, für die **Wärme**. Zwar besitzt die Erde in ihrem Innern noch Reste der alten Eigenwärme, und in den Vulkanen und heißen Quellen kommt von dieser hie und da noch etwas an die Oberfläche. Das verschwindet aber ganz gegenüber dem überwiegenden Betrag von Wärme, die als strahlende Energie von der Sonne zu uns herübergelangt. Wärme ist für das Leben schon deshalb notwendig, weil bei niederer Temperatur das für den Organismus unentbehrliche Wasser zu Eis erstarrt ist. Danach kann man, mit einem gewissen Vorbehalt, den Gefrierpunkt des Wassers als die untere Grenztemperatur für das Leben ansetzen. Wenigstens kann an Stellen, wo die Temperatur sich nie über diesen Punkt erhebt, ein an den Ort gebundenes Leben nicht bestehen. Aber auch dort, wo nur zeitweilig die Temperatur unter den Gefrierpunkt sinkt, hört während dieser Zeit jede stärkere Äußerung tierischen und pflanzlichen Lebens auf; die Pflanzen assimilieren und wachsen nicht, die Tiere stellen ihre Bewegungen ein und verharren in erstarrtem Zustande, bis höhere Temperatur sie wieder erweckt. Nur Tiere, bei denen der Stoffwechsel so lebhaft ist, daß sich ihre Innentemperatur bedeutend über die der Umgebung erhebt, die sogenannten warmblütigen Tiere, sind von der äußeren Temperatur nicht in solchem Maße abhängig.

Durch Eintreten von Temperaturen, die unter dem Gefrierpunkt des Wassers liegen, können Pflanzen und Tiere getötet werden. Es ist aber durchaus nicht die Erniedrigung der Temperatur an sich, die ihnen gefährlich wird. Meerwasser friert infolge seines Salzgehaltes erst bei — 3° C. In den Polargegenden, wo die Temperatur im Meere nahe der Oberfläche oft auf so niederen Stand sinkt, leben trotzdem Fische und andere Tiere in diesem kalten Wasser. Auch in unterkühltem Süßwasser, das ohne zu gefrieren bis auf — 4,5° C abgekühlt wurde, blieb ein Egel lebend. Wenn aber die Abkühlung des lebenden Körpers so weit geht, daß das Wasser in den Geweben zu Eis erstarrt, dann kristallisieren die darin gelösten Salze aus, und die gelösten Gase werden in Form von Bläschen ausgeschieden. Hierdurch wird wahrscheinlich in dem Aufbau des Protoplasmas eine solche Zerstörung hervorgerufen, daß damit ein Wiederbeginn der Lebenstätigkeiten nach dem Auftauen unmöglich gemacht wird.

Die Verschiedenheit der pflanzlichen und tierischen Säfte in ihrer Zusammensetzung und damit auch in ihrem Verhalten gegenüber niederen Temperaturen hat mancherlei Verschiedenheiten im Verhalten der Pflanzen und Tiere bei Frost zur Folge. Lösungen von Salzen und von Eiweißstoffen gefrieren erst bei Temperaturen mehr oder weniger tief unter 0°: ein Tropfen menschlichen Blutes konnte erst bei — 15° zum Hartgefrieren gebracht werden. Je höher der Gehalt einer Lösung steigt, um so mehr sinkt ihr Gefrierpunkt. Versuche haben ferner gezeigt, daß in feinen Haarröhrchen das Wasser erst bei niedrigerer Temperatur erstarrt als freies Wasser: in einem Röhrchen von 0,9 mm Durchmesser gelang eine Unterkühlung auf — 4,5°, in einem solchen von 0,59 mm Durchmesser sogar bis auf — 5,4° C. Unter ähnlichen Bedingungen befinden sich aber vielfach die Säfte im Körper der Pflanzen und Tiere: sie sind salzhaltige Eiweißlösungen, die meist in engen Räumen eingeschlossen sind. Daher gefrieren sie erst bei niedrigeren Temperaturen.

Durch diese Tatsachen erklärt es sich wahrscheinlich, daß Frösche, die in einem Eisklumpen eingefroren sind, bei vorsichtigem Auftauen wieder lebendig werden können — denn es ist durchaus nicht sicher, daß die Säfte in den Geweben des Frosches erstarrt waren. Dagegen waren Frösche nach sechsstündigem Verweilen im Eise bei — 6° C tot. Eingefrorene Fische sterben noch schneller als Frösche, wie sich bei Versuchen gezeigt hat.

Besonders genau sind wir über den Einfluß niedriger Temperaturen auf Insekten unterrichtet. Bei Abkühlung der Insekten sinkt zunächst die Temperatur ihres Körpers beständig, bis dann bei einer Erniedrigung, die nach den Umständen und nach der Art des Insekts verschieden ist, plötzlich die Temperatur um eine Anzahl Grade in die Höhe schnellt. Bei einem Baumweißling (Aporia crataegi L.) z. B. sank die Körpertemperatur gleichmäßig bis — 9,2°, und sprang dann auf — 1,4° in die Höhe. Es zeigt sich dann, daß die Insekten, unabhängig von der Art des Auftauens, wieder aufleben, wenn bei weiterer Abkühlung die Körpertemperatur nicht wieder bis zu der Tiefe wie vor dem Temperatursprung sinkt. Erreicht sie aber diesen sogenannten kritischen Punkt, oder überschreitet sie ihn, so kann das Insekt nicht wieder ins Leben zurückkehren. Bei Nahrungsmangel sinkt der kritische Erstarrungspunkt, da die Säfte dabei wasserärmer, die Lösungen also konzentrierter werden — eine für die Überwinterung der Insekten sehr wichtige Tatsache, da ja dem Eintreten größerer Kälte meist ein längeres Fasten vorausgeht.

Je geringer der Wassergehalt eines Lebewesens ist, um so leichter hält es im allgemeinen die Einwirkung niederer Temperaturen aus. Die saftigsten Pflanzen erfrieren am leichtesten. Küchenschaben sterben bei — 5° C, Puppen des Kohlweißlings lebten weiter nach einer Abkühlung auf — 16°; ja die wasserarmen Insekteneier sind noch weit widerstandsfähiger: die Eier des Brombeerspinners (Gastropacha rubi L.) können 5 Stunden lang ohne Schaden einer Temperatur von — 39°, ja sogar von — 50° C ausgesetzt werden. Ganz erstaunlich ist die Widerstandsfähigkeit niederster Organismen: manche Bazillen halten ohne Schädigung eine Kälte von — 87° aus; Milzbrandsporen widerstehen einer Temperaturerniedrigung auf — 130° zwanzig Stunden lang, einer solchen auf — 70° 108 Stunden lang und leben nach dem Auftauen ungeschwächt weiter.

Sobald aber die Temperatur über den Gefrierpunkt des Wassers steigt, regt sich in Pflanzen und Tieren das Leben und wird mit zunehmender Wärme kräftiger. In den gemäßigten Breiten wird dieser belebende Einfluß steigender Temperatur alljährlich beim Beginn des Frühjahrs mit solcher Deutlichkeit beobachtet, daß es keines weiteren Wortes

über die Wichtigkeit einer höheren Temperatur für das organische Leben bedarf. Die Intensität der Lebensäußerungen wird bei allen Pflanzen und den sogenannten kaltblütigen Tieren unmittelbar von der Wärme der Umgebung bedingt; sie beziehen aus dieser Quelle einen Teil der zu den Lebensäußerungen notwendigen Energie. Nur die „warmblütigen“ Tiere, die Vögel und Säuger, sind auf diese Energiequelle nicht unbedingt angewiesen; sie können alle Energie ihrer Nahrung entnehmen. Nur sie haben daher ein eigentlich ununterbrochenes oder unabhängiges Leben, im Gegensatz zu dem schwankenden, „oszillierenden“, bei Wärme erwachenden, bei Wärmemangel erstarrenden Leben jener.

Aber auch hier gibt es eine Grenze, bis zu der die Wärmezunahme zuträglich ist, eine schärfere Grenze als bei den niederen Temperaturen. Wenn nämlich die Wärme eine gewisse Höhe überschreitet, tritt in dem gelösten Eiweiß eine Veränderung ein, die als Gerinnung, Koagulation bezeichnet wird. Dadurch wird es unfähig zu den Reaktionen, die der Stoffwechsel beansprucht. Bei Temperaturen zwischen + 50° und 70° C gerinnen die verschiedenen Eiweißarten. Wenn daher solche Temperaturen im Innern der Lebewesen auftreten, ist ihre Lebensfähigkeit vernichtet. So werden Insekten bei 39° C unruhig und sterben, wenn ihre Temperatur 46—47° C erreicht; auch Insektenpuppen können eine höhere Wärme nicht vertragen. Frösche sterben bei 40°, Säuger bei 42—43°, Vögel bei 48—50° C Innentemperatur. Ebenso gehen die meisten saftigen Pflanzen schon nach 30 Minuten bei einer Wärme von 52° in der Luft oder 46° im Wasser zugrunde. Niedere Algen aber leben in den Fumarolen von Casamicciola noch bei 64,7° C, und andere Wasserpflanzen in warmen Quellen von 53° C. Im Zustande des Scheintodes dagegen, wenn die Eiweißstoffe nicht in gelöstem Zustande sind, vermag das Protoplasma auch höhere Temperaturen zu überleben: trockene Haferkörner sollen selbst nach längerem Verweilen in Luft von 120° C noch keimfähig bleiben, und auch Bakteriensporen halten eine hohe trockene Wärme aus, ohne ihre Lebensfähigkeit einzubüßen.

So sind also für die Erhaltung des Lebens Nährstoffe, Sonnenlicht und Sonnenwärme durchaus notwendige Bedingungen. Aber niemand hat je Leben aus unbelebten Stoffen entstehen sehen, auch wenn alle diese Bedingungen erfüllt waren. Es sind nur die Bedingungen für die Fortdauer des Lebens; die vorherige Existenz des Lebens ist dabei vorausgesetzt. Alles Lebendige stammt von Lebendigem; dieser Satz ist durch unanfechtbare, kritisch gesichtete Erfahrungen bisher nicht erschüttert worden.

Zwar ist die Entstehung lebender Wesen aus toter organischer Substanz durch elternlose Zeugung oder „Urzeugung“ vielfach behauptet worden. Je mehr sich aber die Kenntnisse von der Fortpflanzung der Lebewesen erweiterten, um so mehr wurde die Annahme einer Urzeugung eingeschränkt. Aristoteles ließ Aale und Austern aus Schlamm entstehen, manche Insekten aus Blütentau, andere, die im Holz bohren, aus Holz, die Eingeweidewürmer aus dem Darminhalt. Weit über das Mittelalter hinaus wurden seine Lehren nachgebetet. Die erste Bresche in diese Irrtümer legte Redi; durch sorgfältige Versuche erbrachte er 1668 den Nachweis, daß die „Fleischwürmer“ nicht aus fauligem Fleisch entstehen, sondern aus den Eiern ebensolcher Fliegen, wie sie sich später aus ihnen entwickeln. Réaumurs (1683—1757) Beobachtungen vervollständigten die Kenntnisse von der Entwicklung der Insekten, und der Abt Spallanzani bewies 1765 bis 1776 gegenüber den Behauptungen Needhams und Buffons, daß die Widerstandsfähigkeit getrockneter Keime von niedersten Lebewesen diese Untersucher bei ihrer

Behauptung einer spontanen Entstehung des Lebens irregeführt hatte. Immerhin wurde wenigstens für die Eingeweidewürmer und die mikroskopisch kleinen pflanzlichen und tierischen Organismen noch über die Mitte des 19. Jahrhunderts hinaus von vielen an der Urzeugung festgehalten. Für die Eingeweidewürmer wurde dann in mühevollen Untersuchungen zahlreicher Gelehrter der Weg der Infektion ihrer Wirte festgestellt, und schließlich machten in den sechziger Jahren des vorigen Jahrhunderts Pasteurs Untersuchungen und seine vor einer Kommission der Pariser Akademie vorgeführten Versuche für die wissenschaftliche Welt auch der Annahme einer Urzeugung der mikroskopischen Lebewesen ein Ende: er zeigte, daß bei gründlicher Abtötung und Fernhaltung der Keime in organischen Lösungen sich keine Lebewesen bilden.

Aber damit, daß eine Urzeugung nicht beobachtet wurde, daß in unseren Retorten und Gläsern, in der Fleischbrühe und den Heuabgüssen keine Lebewesen neu entstanden sind, ist durchaus nicht bewiesen, daß die Entstehung organisierten Protoplasmas aus unorganischen Stoffen, unabhängig von schon vorhandenem Leben, unmöglich sei. Die Natur arbeitet anders als der Mensch im Laboratorium, und selbst da, wo es ihm gelingt, zu dem gleichen Endergebnis zu gelangen, sind die Wege doch ganz verschiedene. Aus Leimzucker oder Glykokoll, einem häufigen Zersetzungsprodukt der Eiweißstoffe, und einer organischen Säure, der Benzoësäure, kann durch Erhitzen im zugeschmolzenen Rohr die Hippursäure, ein Bestandteil des Wiederkäuerharns, künstlich dargestellt werden; leitet man aber Glykokoll und Benzoësäure durch die überlebende Niere eines Hundes, so vollzieht sich ihre Vereinigung zu Hippursäure bei Körpertemperatur. Unsere gelungenen Versuche sagen uns also häufig gar nichts über die Wege, die die Natur einschlägt, und unsere fehlgeschlagenen Versuche erlauben keinen Schluß auf die Wege, die der Natur offen stehen.

So liegen denn auch bestimmte Gründe vor, die uns der Annahme einer Urzeugung lebender Wesen, zwar nicht aus organischen, wohl aber aus unorganischen Stoffen, geneigt machen. Bei Temperaturen über 70° C ist ein Leben undenkbar, das dem jetzigen Leben auf der Erde entspricht; denn die Hauptbestandteile der lebenden Substanz, die Eiweißstoffe, sind bei einer solchen Temperatur koaguliert und unfähig, die für den Stoffwechsel erforderlichen Umsetzungen einzugehen. Nun ist es höchst wahrscheinlich, daß die Erde in weit zurückgelegenen Zeiten andere Temperaturverhältnisse besaß, daß sie und ebenso die andern Planeten ein weißglühender Ball war, wie es die Sonne jetzt noch ist, und daß sie erst allmählich sich mehr und mehr abkühlte durch Abgabe von Wärme in den Weltenraum. Dabei eilten die Rindenschichten dem Erdinneren voraus. Die größere Wärme, die im Inneren der Erde herrscht, die sich durch Steigen der Temperatur in Bergwerken und Bohrlöchern bei zunehmender Tiefe bemerkbar macht, die in Vulkanen, Fumarolen und warmen Quellen noch zur Oberfläche gelangt, ist demnach nur ein Rest der einstigen größeren Hitze. Unter solchen Verhältnissen aber, bei Feuerflüssigkeit, ja selbst bei Rotglut und noch lange später, als die Erde schon längst eine starre Rinde hatte, konnte kein Leben wie das jetzige auf der Erdoberfläche bestehen. Lebende Substanz muß daher in der Geschichte der Erde einmal zuerst aufgetreten sein. Man nimmt daher meist an, daß sie auf der Erde aus leblosem Stoff durch Urzeugung entstanden sei. Die Hypothese, daß das Leben von anderen Gestirnen durch Meteore auf die Erde gelangt sei, etwa in Gestalt von Keimen in scheintotem Zustand, schiebt die Annahme einer Urzeugung nur um ein Glied weiter hinaus, macht sie aber nicht unnötig. Ob freilich die Urzeugung auch jetzt noch vor sich geht, oder ob sie an Bedingungen geknüpft

ist, die jetzt auf der Erde nicht mehr vorhanden sind, darauf gibt es keine sichere Antwort. Jedenfalls aber dürfen wir mit E. Du Bois-Reymond sagen: „Das erste Erscheinen lebender Wesen auf der Erde ist nur ein überaus schwieriges mechanisches Problem.“

Wenn also doch eine Urzeugung angenommen werden darf, so ist diese Annahme jedenfalls so zu beschränken, daß alle Lebewesen, die wir kennen, schon einen viel zu verwickelten Bau haben, als daß wir ihre Entstehung durch Zusammentreten unorganischer Stoffe annehmen könnten: die Amöben, hüllenlose Schleimklümpchen, zeigen schon eine Arbeitsteilung zwischen Protoplasma und Kern, die eine lange Geschichte voraussetzt; die Bakterien bestehen schon aus verschiedenen Substanzen, besitzen eine äußere Hülle, haben eine komplizierte Fortpflanzungsweise — auch sie sind keine ursprünglichen Lebewesen. Wir kennen überhaupt kein Lebewesen, das nach seinen Eigenschaften einem hypothetischen Urschleim ähnlich sein könnte. Es mögen vielleicht solche bestehen; aber sie haben sich dann bisher, vielleicht durch zu geringe Größe, der Beobachtung entzogen. Somit würde eine nähere Ausführung der Urzeugungshypothese auf allzu schwanken Füßen stehen, zu sehr ein Produkt der Phantasie sein; wir müssen hier darauf verzichten. Die Annahme einer Urzeugung aber bleibt nichtsdestoweniger ein Postulat unseres naturwissenschaftlichen Denkens.

3. Vom Wesen des Lebens.

Die mannigfachen Unterschiede der belebten Wesen gegenüber den unbelebten Naturkörpern haben nie verfehlt, auf den denkenden Naturbeobachter einen tiefen Eindruck zu machen. Es tut sich vor seinen Augen eine tiefe Kluft zwischen Leben und Unbelebtem auf: die Stoffe, an die das Leben gebunden ist und die beim Leben entstehen, erscheinen auf dieses beschränkt; die Vorgänge in den Organismen verlaufen, im Gegensatz zu denen in der unbelebten Natur, gleichsam nach „den Gesetzen eines vernünftigen Plans mit Zweckmäßigkeit“; in ihrem Aufbau sind die Teile dem Zwecke des Ganzen untergeordnet. Alles treibt dazu an, nach einer Erklärung für diese besonderen Eigenschaften der Lebewesen zu suchen. Solche Überlegungen führten bei den Naturforschern des 18. Jahrhunderts zu der Annahme einer besonderen, in den Lebewesen wirkenden Kraft, die von den Kräften der unorganischen Natur verschieden sei, der *Lebenskraft*.

Die Lebenskraft wurde von verschiedenen Denkern und zu verschiedenen Zeiten nicht gleich aufgefaßt. Der eine sah in ihr ein der Seele verwandtes Wesen, das neben dieser im Körper hause; ein anderer setzte sie der bewußten Seele selbst gleich. In dem sogenannten Nervenprinzip glaubten manche die Lebenskraft näher bestimmt zu haben, andere in der tierischen Wärme. Während die meisten eine *Kraft* in ihr sahen, die den Organismus beherrsche, vermuteten einige darin eine unwägbare Materie, die alle Teile der lebenden Körper durchdringe. Als Beispiel möge die geläuterte Auffassung von der Lebenskraft, der wir bei dem großen Physiologen *Johannes Müller* begegnen, hier etwas näher dargelegt werden. Die Lebenskraft oder organische Kraft ist für ihn eine zweckmäßig, aber nach blinder Notwendigkeit bewußtlos sich äußernde Schöpfungskraft, die nicht mit den allgemeinen Naturkräften, wie Wärme, Licht, Elektrizität, identisch ist. Sie bewirkt die Zusammensetzung der organischen Substanz, indem sie die Materie zweckmäßig verändert. Bei der Fortpflanzung multipliziert sich die organische Kraft in der Keimbildung und geht so auf die Nachkommen über; sie „ergießt sich gleichsam in einem Strom von den produzierenden Teilen aus in immer neu produzierte“. Bei der Entwicklung des Keimes bewirkt die organische Kraft die Formbildung und schafft

die Harmonie der zum Ganzen notwendigen Teile. Dagegen scheint bei dem Sterben der organischen Körper die organische Kraft zugrunde zu gehen. Gerade dieses Vergehen der organischen Kraft und deren Multiplikation bei der Fortpflanzung macht dem Forscher große Schwierigkeiten: er sucht sich mit der Annahme zu helfen, daß bei der Ernährung fortwährend organische Kraft regeneriert werde, und daß sie sich beim Tode in ihre allgemeineren natürlichen Ursachen auflöse. So ist die organische Kraft die „Endursache des organischen Wesens". „Organisches Wesen, Organismus ist die faktische Einheit von organischer Schöpfungskraft und organischer Materie."

Diese Einführung einer besonderen „vitalen" Kraft in die Erklärung der Lebenserscheinungen heißt **Vitalismus**. Nachdem schon von einigen Forschern, wie **Vicq d'Azyr** und **Keil**, theoretische Einwendungen gegen diese Lehre erhoben waren, erhielt sie einen kräftigen Stoß, als es im Jahre 1828 **Wöhler** zum ersten Male gelang, einen organischen Stoff, den Harnstoff, aus anorganischen Bestandteilen aufzubauen. Damit war der Lebenskraft eines ihrer Wirkungsgebiete entzogen, und die Möglichkeit, manche mit dem Leben verknüpfte Vorgänge nach den in der anorganischen Natur waltenden Gesetzen zu erklären, wurde näher gerückt. Waren doch die chemischen Grundstoffe, die sich in der lebenden Substanz und ihren Umsetzungsprodukten fanden, die gleichen wie in den anorganischen Stoffen, und es lag kein Grund vor, daß sie in den Lebewesen ihre Eigenschaften veränderten. Dazu kam die Entdeckung des Gesetzes von der Erhaltung der Energie durch den Heilbronner Arzt **Robert Mayer**, das ja gerade an lebenden Wesen zuerst erkannt und nachgewiesen wurde. Die Schwierigkeiten, die z. B. **Joh. Müller** in dem Vergehen der Lebenskraft beim Tode, in ihrer Multiplikation bei der Fortpflanzung gefunden hatte, wurden hiermit zu Unmöglichkeiten. Die weiteren schnellen Erfolge der physiologischen Forschung hatten eine hoffnungsfrohe, schaffensfreudige Naturbetrachtung zur Folge, und die Meinung, daß sich die Lebenserscheinungen in eine Anzahl physikalisch-chemischer Prozesse auflösen lassen, wurde von den meisten als eine unantastbare Gewißheit aufgenommen. Die Lehre von der Lebenskraft verlor ihre Anhänger: an die Stelle des Vitalismus trat der **Mechanismus** mit der Behauptung, daß sich die Lebenserscheinungen vollständig auf die Geschehensweisen der anorganischen Natur zurückführen lassen.

Daß die Lebensvorgänge nichts anderes als sehr kompliziertes physikalisch-chemisches Geschehen sind und nach denselben Gesetzen verlaufen wie die Vorgänge in der anorganischen Natur, dürfte jetzt von den meisten Forschern zugestanden sein. Bewiesen aber ist es keineswegs; denn der Beweis ist nur zu erbringen durch wirkliche und vollständige Ausführung einer kausalen Erklärung der Lebenserscheinungen auf Grund der Gesetze der anorganischen Natur. Aber wenn auch im Verhältnis zur Größe dieser Aufgabe noch überaus wenig geleistet ist, so brauchen wir doch nicht daran zu zweifeln, daß es gelingen wird, die Lebenserscheinungen in dieser Weise zu begreifen. Wir finden uns in derselben Lage wie einem Zauberkünstler gegenüber: wir sind überzeugt, daß alles „natürlich" geschieht, ohne im einzelnen zu wissen wie. In ihrem innersten Wesen erfaßbar ist auch die anorganische Natur nicht, „weder Materie, noch Kraft, noch erste Bewegung".

Damit ist aber das Rätsel des Lebens noch nicht erschöpft. Die chemischen Stoffe befinden sich im Protoplasma in einer bestimmten Lage zueinander, so daß sie sich gegenseitig beeinflußen können. Nicht jede Zusammenlagerung der wirkenden Stoffe hat Leben zur Folge: aus der endlosen Zahl möglicher Strukturen werden nur wenige derart sein,

daß das Zusammenwirken der Stoffe in ihren Beziehungen zueinander und zur Außenwelt das zur Folge hat, was wir Lebenserscheinungen nennen. Nur solche bestimmten Anordnungen sind lebensfähig. Und ebenso wie das Protoplasma seine Lebensfähigkeit den gegenseitigen Beziehungen seiner Teile verdankt, so sind auch in den zusammengesetzten Organismen die einzelnen, aus Protoplasma bestehenden oder von ihm gebildeten Abschnitte, die Organe, in harmonischer Weise angeordnet, derart, daß ihre Leistungen nach Art und Stärke zu einheitlichen Erfolgen zusammenwirken. Zugleich aber ist der Organismus mit seinen Teilen so eingerichtet, daß die durch äußere Reize an ihnen hervorgerufenen Lebenstätigkeiten der Erhaltung des Ganzen dienen.

Man hat die Organismen häufig mit Maschinen verglichen, und wenn dieser Vergleich nicht in allen Beziehungen zutrifft, so sind der Vergleichspunkte doch viele. Die Teile einer Maschine sind so angeordnet, daß sie harmonisch zusammenwirken zu einem bestimmten Zweck, den der Mensch beim Bau dieser Maschine gerade im Auge hat: sie sind zweckmäßig eingerichtet. So hat man den Organismus ebenfalls zweckmäßig genannt: doch kann man von einem Zweck des Organismus nicht im gewöhnlichen Sinne dieses Wortes reden; höchstens könnte man sagen, der Organismus ist Selbstzweck. Die Einrichtungen eines Lebewesens haben die Wirkung, daß es lebt, daß es sich erhält und fortpflanzt: sie sind erhaltungsgemäß. Die Vorgänge beim Arbeiten der Maschine nun beruhen alle auf physikalisch-chemischen Erscheinungen: so wird z. B. die chemische Energie, die in der Kohle liegt, bei der Verbrennung als Wärme frei; die Wärme bewirkt die Ausdehnung des Wassers beim Übergang in die Dampfform und setzt sich so in Bewegung um, und diese Bewegung wird durch Anbringung von Hebeln verschiedener Anordnung in der dem Zweck entsprechenden Weise modifiziert. Diese Vorgänge sind also auf physikalisch-chemische Gesetzmäßigkeiten zurückführbar, d. h. sie sind uns begreiflich. Aber der Bau der Maschine ist dabei als gegeben vorausgesetzt. Sie ist nicht einfach auf mechanische Weise geworden, sondern der grübelnde Verstand des Menschen hat sie erdacht und zweckmäßig gestaltet; er hat die Bauverhältnisse und die Zusammenordnung der Teile hergestellt, in und an denen das physikalisch-chemische Geschehen abläuft. So können wir annehmen, daß auch die Vorgänge in den Lebewesen sich alle einmal auf physikalisch-chemische Gesetzmäßigkeiten werden zurückführen lassen; aber die Zusammenordnung der Teile wird damit noch nicht erklärt. Das physiologische Geschehen mag Mechanismus sein, aber „Mechanismus auf der Basis der gegebenen Struktur".

Wie nun die Zweckmäßigkeit der Maschine der menschlichen Intelligenz ihre Entstehung verdankt, sollte nicht auch die erhaltungsgemäße Einrichtung der lebenden Substanz und der Organismen durch ein besonderes, außerhalb der physikalisch-chemischen Kausalität gelegenes Prinzip bedingt sein? Oder sollte die Erhaltungsgemäßheit oder, wie meist gesagt wird, die Zweckmäßigkeit, die wir im Bau der Organismen und damit auch in ihren Reaktionen überall beobachten, eine andere Erklärung zulassen?

Aber „solange es möglich ist, durch die überall geltenden Gesetze der Natur eine Erscheinung zu erklären, solange ist es methodisch verboten, zu neuen transzendentalen Gesetzen seine Zuflucht zu nehmen" (Lotze). Die Aufgabe ist zu verlockend, auch nach einer einfach kausalen Erklärung für die Erhaltungsgemäßheit im Bau der Lebewesen zu suchen.

Bütschli hat unsere Hauptfrage so gefaßt: „Ist es zulässig, das Entstehen des eigentümlichen Bedingungskomplexes, von dem die Lebenserscheinungen abhängen, sowie dessen Fortschreiten zu höherer Ausbildung als ein im Laufe der Erdentwicklung (oder

Weltentwicklung) zufällig eingetretenes zu beurteilen oder nicht?" Die Antwort lautet verschieden: die Mechanisten antworten mit ja, die Vitalisten, oder sagen wir Neo-Vitalisten, verneinen es. Aber es sind zwei metaphysische Glaubensbekenntnisse, die sich da gegenüberstehen. Beweisen kann keine von beiden Seiten die Sätze, die sie verteidigt. Man kann fast sagen, es sei Temperamentssache, ob man sich hoffnungsfreudig für das glatte, restlose Aufgehen des Exempels der Lebenserklärung entscheidet, oder ob man ungläubig meint, daß ein unlösbarer Rest übrigbleibt.

Darwin hat den großartigen Versuch gemacht, in seiner Theorie vom Überleben des Passendsten im Kampfe ums Dasein die Erhaltungsgemäßheit der Lebewesen mechanisch zu erklären. Die Besprechung dieser Theorie wird auf das Ende des Werkes verschoben, da dann erst das Tatsachenmaterial für die Begründung ganz ausgenutzt werden kann. Daß mit Darwins Theorie jene Erklärung wirklich geliefert ist, wird von den Vitalisten bestritten. Wir jedoch stehen auf dem gegenteiligen Standpunkte, daß sie das Bestehenbleiben des einmal entstandenen Erhaltungsgemäßen und das Zugrundegehen des Lebenswidrigen begreiflich macht und uns damit die Erklärung für die „Zweckmäßigkeit" der Lebewesen liefert. Ja sie gibt uns die Erklärung dafür, daß die Erhaltungsgemäßheit nur eine relative ist, daß sie für einen gegebenen Bedingungskomplex gilt, aber bei Änderung dieser Bedingungen oft einer entsprechenden Änderung nicht fähig ist. Die Annahme mancher Vitalisten aber, daß mit der lebenden Substanz ein Zweckmäßigkeitsgeschehen notwendig verknüpft sei, bietet keine Erklärung der zahlreichen Zweckwidrigkeiten, die uns bei den Lebewesen begegnen, und setzt sich in offenbaren Widerstreit mit der Tatsache, daß eine Unmenge Arten von Lebewesen, wie die Ammoniten, viele Stachelhäuter, ganze Familien von Sauriern, sich den veränderten Bedingungen nicht anpassen konnten, sondern ausgestorben sind, ohne veränderte besser angepaßte Nachkommen zu hinterlassen.

B. Das Protoplasma und seine elementare Erscheinungsform.

Am Körper der meisten, insonderheit sämtlicher größeren Lebewesen, seien es Pflanzen oder Tiere, läßt sich eine Zusammensetzung aus zahlreichen Einzelbestandteilen von winziger Größe nachweisen, die, miteinander verbunden, den Körper aufbauen wie die Bausteine ein Haus. Man nennt sie Zellen. Wo sich, wie bei vielen kleinen Organismen, eine solche Zusammensetzung nicht nachweisen läßt, stellt das ganze Lebewesen nur eine einzige Zelle vor: solche einzellige Wesen werden Protisten genannt. Die Zelle ist also die Einheit, in der das Protoplasma überall erscheint: sie ist der Elementarorganismus. Wo es sich um Untersuchungen über die Beschaffenheit des Protoplasmas handelt, bilden also stets Zellen die gegebene Grundlage.

Eine Zelle hat ganz bestimmte Eigentümlichkeiten, die stets wiederkehren. Sie ist ein Klümpchen Protoplasma, in dem ein bestimmt abgegrenzter Teil, der Kern, durch besondere physikalische und chemische Eigenschaften ausgezeichnet ist. Es kommt vor, daß mehrere, ja sogar zahlreiche Kerne in einer zusammenhängenden Masse von Protoplasma liegen: solch eine Bildung, gleichsam eine vielkernige Zelle oder eine Anzahl ohne Grenzen ineinanderfließender Zellen, wird als Syncytium unterschieden. Im übrigen sind die einzelnen Zellarten überaus verschieden voneinander; diese Unterschiede aber können zunächst hier vernachlässigt werden.

1. Das Protoplasma.

Das Protoplasma umfaßt in der Zelle alle die Stoffe, auf denen das Zustandekommen der charakteristischen Lebenserscheinungen unmittelbar beruht, also zunächst die Masse des Zellkörpers, aber mit Ausschluß der darein eintretenden Stoffwechselmaterialien und darin gebildeten Stoffwechselprodukte. Außerdem bildet das Protoplasma die Grundmasse des Zellkerns und einer Anzahl lebender Zellteile, wie des Zentralkörpers, der Chloroplasten in Pflanzenzellen, der Muskel- und Nervenfibrillen. Im Protoplasma sind alle Eigentümlichkeiten des Lebens enthalten, und die völlige Kenntnis seiner Eigenschaften würde uns die chemisch-physikalische Erklärung für den Ablauf der Lebenserscheinungen liefern. Aber wir sind von einem solchen Punkte noch weit entfernt, und die wenigen Tatsachen, die bisher mit Sicherheit ermittelt sind, werden von den

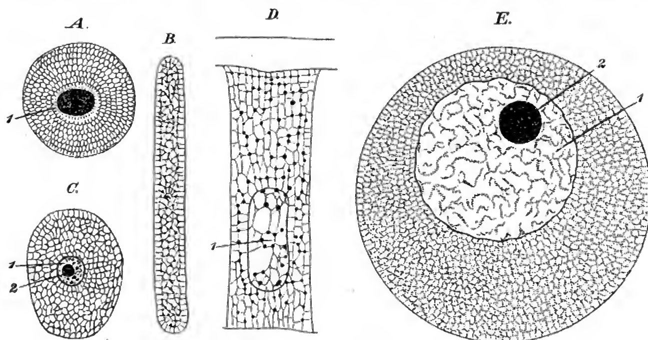


Abb. 2. Alveolärer Bau des Protoplasmas.
A Basidiobolus lacertae Eidam, *B* Bacillus bütschlii Schaud., *C* Makrogamete von Adelea mesnili Pér., *D* Epidermiszelle vom Regenwurm, *E* Ei eines Seeigels (Toxopneustes). *1* Kern, *2* Kernkörperchen.
A nach Löwenthal, *B* nach Schaudinn, *C* nach Pérez, *D* nach Bütschli, *E* nach Wilson.

einzelnen Forschern in so verschiedener Weise gedeutet und zu einem einheitlichen Bilde zu verarbeiten gesucht, daß wir einem Gewirr von Auffassungen und Hypothesen gegenüberstehen.

Als Grundlage für die Erforschung der lebenden Substanz dient im allgemeinen das Protoplasma des Zellkörpers. Schon die Untersuchung einer Zelle mit verhältnismäßig schwachen Vergrößerungen zeigt, daß das Protoplasma keineswegs ein einheitlicher, homogener Stoff ist. Vielmehr erkennt man darin verschiedenerlei Substanzen, die sich unter dem Bilde von Fädchen und Körnchen durch verschiedene Durchsichtigkeit und Lichtbrechung gegeneinander abheben. Bei sehr starker Vergrößerung erscheint die ganze Masse durchzogen von einem Netzwerk, dessen Maschen auf hellerem Grunde dunkler erscheinen. In dem Maschenwerk, besonders in den Knotenpunkten desselben, finden sich körnige Einlagerungen in größerer oder geringerer Menge (Abb. 2).

Über die Deutung dieses Maschenwerkes stehen sich zwei Ansichten scharf gegenüber. Was wir im Mikroskop sehen, ist jedesmal nur das Bild einer Ebene, nicht ein körperliches Bild. Es kann sowohl von einem Gerüstwerk verbundener fester Bälkchen hervor-

gebracht sein, als auch von dem Wabenwerk einer schaumigen Masse. Im ersteren Falle wären die einzelnen Linien des mikroskopischen Bildes je einem Bälkchen gleich zu setzen, im letzteren wären sie das Durchschnittsbild einer Wabenwand.

Ob man sich für die eine oder die andere Auffassung zu entscheiden habe, das hängt von weiteren Erwägungen ab, von denen die ausschlaggebenden sich auf den **Aggregatzustand des Protoplasmas** gründen. Bei vielen Zellen ist die Substanz augenscheinlich flüssig. Der große Wassergehalt des Protoplasmas, der bis zu 75% beträgt, würde sich ja auch mit dem Vorhandensein eines festen Gerüstes vertragen, zwischen dessen Balken sich eine wasserreiche flüssige Masse befände. Für die Flüssigkeit der Gesamtsubstanz aber sprechen vor allem die **Strömungserscheinungen**, die so häufig am Protoplasma zu beobachten sind. Viele nackte Zellen und Syncytien, so die merkwürdige Lohblüte (Aethalium), ein Schleimpilz, oder die Amöben, oder die amöboiden weißen Blutkörperchen vieler Tiere können unter fortwährendem regellosen Gestaltenwechsel in fließender Bewegung ihren Platz verändern. In anderen Zellen, bei denen durch feste Wandungen ein Formwechsel ausgeschlossen ist, zeigen sich kreisende Strömungen des Zellinhalts. Die Plasmaströme können zuweilen in entgegengesetzter Richtung aneinander vorbeifließen, getrennt durch eine Schicht ruhenden Protoplasmas, oder sie fließen rotierend in gleicher Richtung, wobei die Reibung an der Zellwand die Bewegung verlangsamt. Klassische Beispiele für diese Erscheinungen sind die Haare der Staubfäden von Tradescantia, die Wurzelzellen der Armleuchtergewächse (Chara), oder manche einzelligen Tiere wie das Wimperinfusor Paramaecium bursaria Ehrbg. (Abb. 3). Die Flüssigkeit der Zellsubstanz zeigt sich auch darin, daß die von einer Zelle, etwa von einer Amöbe oder einem Rhizopoden, losgetrennten Protoplasmamassen sich abkugeln, also Tropfenform annehmen, wie Flüssigkeiten. Ebenso haben Tropfen von zweifellos flüssiger Beschaffenheit, die als Flüssigkeitsvakuolen dem Zellprotoplasma eingelagert sind, stets Kugelgestalt, wie sie Flüssigkeitstropfen in einer Flüssigkeit, nicht aber innerhalb eines festen Gerüstwerkes annehmen können.



Abb. 3. Richtung der Entoplasmaströmung beim **Pantoffeltierchen** (**Paramaecium**), von der Ventralseite gesehen. Nach **Wallengren**.

Ein Versuch, der sehr nachdrücklich für die flüssige Beschaffenheit des Protoplasmas spricht, ist folgender: wenn man Froscheier zentrifugiert, d. h. in ein schnell rotierendes Gefäß bringt, so sammeln sich die festen Dotterplättchen, die vorher durch das ganze Ei, wenn auch nicht gleichmäßig, verteilt waren, alle auf einer Seite an; sie durchwandern also das Protoplasma. Die Entwicklungsfähigkeit solcher zentrifugierten Eier zeigt, daß der Aufbau ihres Protoplasmas nicht vernichtet wurde. Beim Vorhandensein eines festen Gerüstes aber, dessen Maschen nach dem mikroskopischen Bild weit enger sind als die Ausmaße eines Dotterplättchens, wäre eine solche Verlagerung des Dotters ohne beträchtliche Zerstörungen innerhalb dieses Gerüstes nicht denkbar. Bei flüssiger Beschaffenheit der Zellsubstanz ist sie dagegen völlig verständlich.

Das sind die auffälligsten von den Erscheinungen, die sich für den flüssigen Aggregatzustand des Protoplasmas, wenigstens mancher Zellen, anführen lassen. Ein festes Gerüstwerk innerhalb der Zelle ist mit einer solchen freien Verschiebbarkeit der Teilchen, wie sie diese Tatsachen fordern, nicht vereinbar. Selbst wenn man annimmt, daß die Bälkchen des Gerüstes nicht starr, sondern biegsam und dehnbar, und daß ihre Verbindungen nicht fest, sondern verschiebbar sind, so läßt sich damit wohl eine elastische Ge-

staltveränderung infolge von Druck begreiflich machen, nicht aber die angeführten Erscheinungen.

Der Grad der Flüssigkeit ist in den verschiedenen Zellen natürlich nicht gleich. Wasserflüssig dürfte das Protoplasma wohl nie sein, leichtflüssig nur selten. Meist ist es zähflüssig, und zwar in hohem Grade zähflüssig. Während bei kristallisierbaren Substanzen ein Gegensatz zwischen festem und flüssigem Zustand besteht, ist bei den leimartigen, kolloiden Substanzen, zu denen ja die Eiweißlösungen gehören, ein ganz allmählicher Übergang zwischen den beiden Zuständen vorhanden. Wenn sich für eine Reihe von Zellen die Flüssigkeit des Protoplasmas nachweisen ließ, so ist es kein Widerspruch, wenn andere, wie die Muskelzellen, nach ihrer Dehnbarkeit und Zugfestigkeit vielleicht eher als fest aufzufassen sind. Wollte man aber von diesen ausgehen und eine feste Gerüststruktur für alles Protoplasma annehmen, so setzt man sich mit den Tatsachen in Widerspruch.

Es muß ja zunächst befremdlich erscheinen, daß die wesentlichsten Teile eines Lebewesens, etwa unseres eigenen Körpers, aus einer wenn auch zähen Flüssigkeit bestehen sollen. Müßte dann nicht der Körper auseinanderfließen wie ein Brei? Aber einmal ist diese Flüssigkeitsmasse in unendlich viele kleinste Teilchen, die Zellinhalte, gesondert, die ihrerseits wieder in widerstandsfähige Hüllen, Zellmembranen, eingeschlossen sind, und die Zellen sind durch Kittmasse miteinander verklebt. Weiter aber wird die ganze Schwierigkeit der Frage, wie eine Flüssigkeit in bestimmten äußeren Formen verharren, wie sie Plastizität zeigen kann, beseitigt durch die Annahme der Waben- oder Schaumstruktur. Homogene Flüssigkeiten nehmen nur an ihrer Oberfläche eine bestimmte Form an, die durch die Gesetze der Kapillarität bestimmt wird: sie bilden teils konkave, teils konvexe Oberflächen. Die physikalischen Verhältnisse aber an der Berührungsfläche mit Luft oder mit einer anderen Flüssigkeit sind andere als im Innern der Flüssigkeit. Die Oberfläche hat Eigenschaften, die denen einer ausgespannten elastischen Membran ähnlich sind: es ist eine Oberflächenspannung vorhanden. In einer Emulsion, einer innigen Durchsetzung zweier nicht mischbaren Flüssigkeiten aber, wie wir sie in Schäumen vor uns haben, ist die Oberflächensumme, in der sich die Flüssigkeiten berühren, im Verhältnis zur Masse ganz außerordentlich, sagen wir beispielsweise auf das Tausendfache vermehrt. Die Oberflächenenergie, die bei einer homogenen Flüssigkeit im Verhältnis zur Masse nur gering ist, hat sich also hier ebenfalls um das Tausendfache gesteigert. Also die lebende Substanz besitzt Schaumspannung, einer einheitlichen Flüssigkeit fehlt diese. Daher verträgt sich eine feststehende Zellstruktur mit dem flüssigen Aggregatzustand des Protoplasmas.

Bütschli, der sich am gründlichsten mit der Schaumstruktur der lebenden Substanz beschäftigt und diese Anschauung durch seine eingehenden Untersuchungen in hohem Grade wahrscheinlich gemacht hat, suchte durch künstliche Schäume, die er z. B. durch Zusammenreiben von Olivenöl und Sodalösung herstellte, diese Struktur nachzuahmen. Es gelang ihm, in Anordnung und Verhalten dieser Schäume so viele Übereinstimmungen mit dem Protoplasma festzustellen, daß dadurch seine Lehre von der Schaumstruktur des Protoplasmas sehr kräftige Stützen bekommen hat. Nur einiges sei hier erwähnt. In künstlichen Schäumen ordnen sich an der Oberfläche die Scheidewände zwischen den Waben senkrecht zur begrenzenden Fläche an; die Waben bilden hier eine regelmäßige Lage, die sogenannte Alveolarschicht. Die gleiche Anordnung findet sich auch an der Zellwand (Abb. 2). In der Umgebung größerer Flüssigkeitstropfen stellen sich die Scheidewände

der sie begrenzenden Waben radiär zum Tropfen, also ebenfalls senkrecht zu dessen Oberfläche; dasselbe gilt für Flüssigkeitsvakuolen im Protoplasma. Feste Körperchen, wie Karminstäubchen, die dem Schaume beigemengt wurden, sammeln sich in den Wabenscheidewänden, und zwar besonders dort, wo diese zusammenstoßen. Ebenso findet man im Protoplasma die körnigen Beimengungen, die Granula, hauptsächlich in den Knotenpunkten der „Netzstruktur".

In künstlichen Schäumen können auch strömende Bewegungen hervorgerufen werden, einerseits durch Spannungsveränderungen an der Oberfläche, andererseits durch Erwärmung: ein Beweis, daß die Schaumstruktur solchen Strömungen nicht hinderlich ist. Rhumbler hat sogar experimentell Erscheinungen an den Schäumen veranlassen können, die an die Vorgänge bei den Zellteilungen, an die Nahrungsaufnahme der Amöben und an den Gehäusebau bei Rhizopoden erinnern. Das alles spricht zugunsten von Bütschlis Lehre und ermutigt zu der Hoffnung, daß auf diesem Wege noch manche wertvollen Fortschritte zu erwarten sind, die uns in der Erklärung der Lebensvorgänge weiter bringen.

Die Wabenstruktur des Protoplasmas ist von unendlicher Feinheit: Waben von 1 Mikromillimeter ($1\,\mu = 0{,}001$ mm) Durchmesser gehören schon zu den gröberen. Außerdem ist die Beobachtung auch durch den geringen Unterschied in der Lichtbrechung zwischen Wabenwand und Wabeninhalt sehr erschwert. Trotzdem ist die der Schaumstruktur entsprechende netzige Beschaffenheit des Protoplasmas in vielen Fällen nachgewiesen, vor allem bei einer großen Zahl einzelliger Lebewesen, dann auch bei einer Anzahl tierischer Eier, und schließlich bei gar manchen pflanzlichen und tierischen Gewebezellen. Man darf daher, bei der grundsätzlichen Ähnlichkeit des Protoplasmas in allen Lebewesen, auch das allgemeine Vorkommen jener Struktur mit ziemlicher Wahrscheinlichkeit annehmen — wenn es auch immer noch Leute gibt, die dieses leugnen.

Natürlich fehlt es im Protoplasma, trotz seinem flüssigen Aggregatzustand, auch nicht ganz an festen Einlagerungen; zeitweilige und örtliche Verfestigungen in ihm sind durchaus nicht ausgeschlossen. Es enthält unter Umständen stützende Fasern wie in manchen Bindegewebszellen und Epithelzellen, auch Einlagerungen kristallinischer Natur — doch sind das keine lebenden Stoffe, sondern tote Bildungen, die dem eigentlichen Protoplasma fremd sind und als Umwandlungsprodukte und Ausscheidungen desselben angesehen werden müssen.

Nach Bütschlis Annahme ist also das Protoplasma eine Emulsion zweier nicht mischbarer Flüssigkeiten: einer zähflüssigen, die das Material für die Wabenwände liefert, und einer mehr wässerigen, aus der der Wabeninhalt besteht. Die erstere muß natürlich in Wasser unlöslich sein, weil sonst die Wände sich auflösen würden; dagegen müßten diese für Wasser durchlässig sein, weil sonst der Inhalt der einzelnen Waben völlig isoliert und eine Diffusion von Stoffen aus einer Wabe in die andere ausgeschlossen wäre.

Wie das Protoplasma physikalisch keine einheitliche Substanz ist, so ist es auch nicht eine einzelne chemische Verbindung, sondern besteht aus mehreren solchen. Die Hauptbedeutung für das Zustandekommen des Stoffwechsels kommt dabei eiweißartigen Verbindungen von sehr verwickelter Zusammensetzung zu. Es ist wahrscheinlich, daß die als Globuline und Albumine bezeichneten Eiweißstoffe, die wir aus der lebenden Substanz gewinnen, schon Zerfallprodukte des „lebendigen Eiweißes" sind. Bisher ist es nicht gelungen, ihren chemischen Aufbau genau anzugeben; man kennt ungefähr die Mengenverhältnisse, in denen die Elementarstoffe, Kohlenstoff, Wasserstoff, Stickstoff, Sauerstoff und Schwefel, in ihnen zusammentreten, aber über die Gruppierung der Atome

in diesen kompliziert gebauten Molekülen besitzt man nur wenig Andeutungen. Da die Eiweißstoffe in Wasser löslich sind, so darf man sie wohl in dem Inhalte der Waben des Protoplasmas untergebracht denken. Zugleich sind die Eiweiße kolloidale Stoffe, d. h. sie vermögen gewisse Membranen nicht zu durchdringen, während das Lösungsmittel, das Wasser, ebenso wie darin gelöste Salze u. dgl., durch diese hindurch diffundiert. Vielleicht darf man annehmen, daß in solcher Weise durch die Wabenwände die Eiweißmenge einer Zelle in zahlreiche isolierte und chemisch gesondert reagierende Eiweißportionen von teilweise verschiedenen Eigenschaften geteilt ist. So würde es sich erklären, daß sich in der gleichen Zelle verschiedene chemische Vorgänge nebeneinander abspielen, ohne einander störend zu beeinflussen.

Die Vorratsstoffe, die in der Zelle aufgespeichert sind, müssen wir uns in den körnchen- und tröpfchenartigen Einlagerungen lokalisiert denken. Schon die Tatsache, daß die reichlichen Vorratsstoffe in den tierischen Eiern als Dotterkörnchen, Dotterplättchen und Fetttröpfchen in das Protoplasma eingelagert sind, macht es wahrscheinlich, daß die festen Körnchen, die in den Knotenpunkten der Wabenwände anderer Zellen aufgehäuft sind, ebenfalls solche Vorratsstoffe darstellen. Der Beweis dafür aber wird geliefert durch Hungerexperimente, die mit Infusorien angestellt wurden: nach einiger Dauer der Nahrungsentziehung waren aus dem Körper des Infusors alle Granula und Körnchen verschwunden und das vorher körnig getrübte Protoplasma sah hell und durchsichtig aus. Bei weiterem Hungern zeigte sich am Auftreten von Vakuolen im Protoplasma, daß ein Teil des Protoplasmas selbst eingeschmolzen wurde, um für den Rest als Nahrung zu dienen. — Der Sitz der Sauerstoffvorräte in den Zellen ist bisher noch nicht mit Sicherheit bekannt.

Außer Sauerstoff und organischen Nährstoffen sind aber für den normalen Verlauf der Lebensvorgänge auch gewisse Mineralstoffe unumgänglich notwendig, und zwar nicht für alle Zellen die gleichen. In den Zellen höherer Pflanzen und Tiere finden sich regelmäßig Kalium, Natrium, Calcium, Magnesium, Eisen, Phosphorsäure und Chlor. Zuweilen kommt auch Mangan, Kieselsäure und Jod vor. Wahrscheinlich werden durch die Einwirkungen dieser Stoffe bzw. ihrer Verbindungen Zustandsänderungen an den Eiweißstoffen hervorgerufen; doch entzieht sich der Verlauf dieser Wandlungen noch durchaus unserer Kenntnis.

Für die chemischen Vorgänge in den Zellen sind bestimmte Stoffe von hervorragender Wichtigkeit, die man als Enzyme bezeichnet. Die Enzyme, mit denen wir später bei der Biologie des Stoffwechsels der Tiere noch nähere Bekanntschaft machen werden, vermitteln den Zerfall organischer Stoffe, ohne selbst dabei in ihrem Bestande geschädigt zu werden. Es kann daher durch eine geringe Menge von Enzym eine große Masse des betreffenden Stoffes zerlegt werden. Die einzelnen Enzyme haben einen sehr beschränkten Wirkungskreis: jedes vermag nur *eine* Reaktion, und diese nur an einer oder wenigen bestimmten Verbindungen hervorzurufen. Eines z. B. verwandelt Stärke in Zucker, ein anderes spaltet Eiweißverbindungen, ein drittes fällt den Käsestoff aus der Milch aus. In manchen Zellen kommen nun verschiedenartige Fermente nebeneinander vor; aus der Säugetierleber z. B. sind 7—9 verschiedene Fermente bekannt, und da die Leberzellen alle gleich sind und zu den Blutgefäßen und Sekretkapillaren dieselben Beziehungen haben, dürfen wir annehmen, daß in jeder Zelle alle oder doch mehrere von diesen Fermenten enthalten sind. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß sie an verschiedenen Stellen in der Zelle lokalisiert sind; die Schaumstruktur des Protoplasmas bietet ja

eine Menge kleinster gesonderter Behältnisse, die eine Verteilung der Fermente auf gesonderte Teile der Zelle ermöglichen.

Es wäre durchaus verkehrt, anzunehmen, daß die Zusammensetzung der wesentlichen Bestandteile im Protoplasma durch das ganze Pflanzen- und Tierreich gleich sei, daß das Leben überall an völlig die gleichen chemischen Verbindungen, an Eiweißmoleküle von derselben Zusammensetzung geknüpft sei. Im Gegenteil sind sichere Anhaltspunkte dafür vorhanden, daß die einzelnen Tierarten (und wahrscheinlich ist es bei den Pflanzen ebenso) eine gewisse chemische Eigenart besitzen. Huppert hat darauf hingewiesen, daß die chemischen Verschiedenheiten des Blutfarbstoffes bei verschiedenen Säugetieren und Vögeln, die sich vor allem in der Verschiedenheit der Kristallformen zeigen, auf abweichender Beschaffenheit der darin enthaltenen Eiweißsubstanzen beruhen müssen; für dieselbe Tierart aber bleibt die Eiweißsubstanz des Blutfarbstoffes stets gleich. Auch die einander entsprechenden Stoffwechselprodukte verschiedener Tiere unterscheiden sich: in der Rindergalle kommt eine andere Cholsäure vor als in der der Schweine, noch eine andere findet sich in der Galle der Gänse, eine vierte in der Galle des Menschen neben der Cholsäure der Rindergalle. Die ungleiche Empfänglichkeit verschiedener Tierarten für manche Gifte, z. B. Morphium, und die verschiedene Zugänglichkeit für die Infektion durch krankheiterregende Mikroorganismen lassen ebenfalls auf chemische Unterschiede schließen. So darf man vielleicht jeder Tierart einen besonderen Chemismus, vor allem eine besondere Kombination der in ihr enthaltenen Eiweißsubstanzen zuschreiben, und das würde zu der Annahme führen: es gibt so viele Arten von Protoplasma, als es Arten von Pflanzen und Tieren gibt. Eine solche außerordentliche Mannigfaltigkeit wird einmal dadurch möglich, daß wahrscheinlich in jedem Protoplasma mehrere verschiedene Eiweißarten in ganz bestimmten, nach den Arten wechselnden Mischungsverhältnissen vorkommen; dann aber ermöglicht der ungemein komplizierte Bau der Eiweißkörper zahlreiche Modifikationen im Aufbau derselben, wobei doch in den Grundzügen die gleichen chemischen Eigentümlichkeiten, vor allem ihre für das Leben wichtigen Besonderheiten gewahrt bleiben.

2. Die Zelle.

Die Zusammensetzung der Pflanzen und Tiere aus einzelnen Elementarteilen, die untereinander morphologisch gleichwertig sind, den Zellen, wurde durch die Untersuchungen des Botanikers Mathias Schleiden (1838) und des Anatomen Theodor Schwann (1839) zuerst mit aller Sicherheit erkannt, nachdem schon vorher Vermutungen nach dieser Richtung ausgesprochen waren.

Seitdem hat sich die Zellenlehre, durch das Zusammenarbeiten zahlreicher Forscher weiter ausgebaut, zur Grundlage für die gesamte Morphologie entwickelt. Die mikroskopische Anatomie beschäftigt sich in der Hauptsache mit der Zurückführung der Organe und Gewebe auf ihre zellularen Bestandteile. Die Entwicklungsgeschichte hat eine weit dankbarere und ergebnisreichere Aufgabe bekommen, seitdem sie dem zellularen Geschehen bei der Umwandlung des Eies in das fertige Tier in seinen Einzelheiten nachgeht. Die Entdeckungen, daß eine große Menge von Lebewesen, die Protisten, je nur den Wert einer einzigen Zelle haben, und daß andererseits die höheren, vielzelligen Pflanzen und Tiere ihre Entwicklung mit einem einzelligen Zustande, sei es die Spore oder das befruchtete Ei, beginnen, sind für die Bedeutung der Zellenlehre von außerordentlicher Tragweite geworden. Denn dadurch ist die Zelle nicht nur der „Elementarorganismus“

in dem Sinne, daß sie gleicherweise den Baustein für alle höheren Pflanzen und Tiere bildet; sie ist auch insofern elementar, als uns in den Einzelligen die niederste bekannte Organisationsstufe entgegentritt, und die vorübergehende Einzelligkeit der Vielzelligen auf ihre Abstammung von Einzelligen mit aller Deutlichkeit hinweist.

Auch die Physiologie vertieft sich neuerdings immer mehr in die Untersuchung der Lebenserscheinungen bei den Einzelzellen und schöpft daraus eine Fülle von Anregung und nach vielen Richtungen eine Vertiefung ihrer Probleme. Die Zellphysiologie bietet zahlreiche dankbare Aufgaben, und ihre Untersuchungen versprechen gar manches Licht auf die verwickelteren Vorgänge bei den Zellgemeinschaften, den Geweben und Organen der höheren Lebewesen zu werfen.

Alle Zellen, mögen sie als selbständige Lebewesen für sich bestehen oder als Bestandteile von pflanzlichen oder tierischen Zellverbänden in gegenseitiger Abhängigkeit mit ihresgleichen leben, besitzen eine Anzahl gemeinsamer Eigenschaften. Eine Zelle ist stets ein Klümpchen Protoplasma, das in seinem Innern gewisse, scharf vom Protoplasma unterschiedene Stoffe mit bestimmten chemischen Eigenschaften, die Kernstoffe, enthält. Gewöhnlich sind die letzteren in einem, zuweilen auch in mehreren scharf umgrenzten Körpern angehäuft, den Kernen, und nur bei einigen niedersten Organismen, z. B. den Bakterien, finden sie sich, dauernd oder zeitweilig, mehr oder weniger gleichmäßig im ganzen Zelleibe verteilt.

Im übrigen aber zeigen die Zellen so große Verschiedenheiten, daß sie kaum vergleichbar scheinen; ja zuweilen, z. B. bei den Samenfäden der Tiere, wird es erst durch das Studium der Entwicklung möglich, den Zellwert eines Gebildes festzustellen. Die Größe wechselt ungemein. Manche Bakterienarten messen nur wenige Tausendstel eines Millimeters; die meisten Zellen sind zwar größer, aber doch mit bloßem Auge nicht sichtbar. Große Zellen, wie die dotterarmen Eizellen, manche Nervenzellen, z. B. solche aus dem Gehirne von Schnecken oder Zitterrochen, erreichen bei einem Durchmesser von etwa $^1/_{20}$ mm die Grenze der Sichtbarkeit für das bloße Auge. Aber nur wenige werden größer. Zu solchen gehören die großen Eizellen: das Ei eines Schmetterlings, eines Krebses, eines Frosches, auch das Gelbe im Hühnerei entsprechen einer einzigen Zelle; aber sie bestehen nicht ganz aus Protoplasma, sondern sie sind dadurch so aufgeschwollen, daß Nährmaterial für den aus dem Ei hervorgehenden jungen Embryo in ihnen aufgestapelt ist und nun das Protoplasma die Eizelle an Masse oft um das Vieltausendfache übertrifft.

Manche Zellen bilden nach außen eine mehr oder weniger feste Zellmembran, die besonders bei Pflanzenzellen oft eine bedeutende Dicke erreichen kann; andere sind nackt und grenzen sich nur durch eine dichtere Plasmaschicht nach außen ab. Die ersteren haben stets eine feste Körpergestalt, die bei der einzelnen Zelle nur in engeren Grenzen wechselt, aber nach der Art der Zelle sehr verschieden ist. Wenn die drei aufeinander senkrecht stehenden Zelldurchmesser etwa gleich sind, so haben wir bei freien Zellen meist Kugelgestalt, z. B. bei vielen Eiern, dagegen platten sich solche Zellen im Verband polyedrisch gegeneinander ab, wie die Parenchymzellen pflanzlicher Gewebe; überwiegen zwei Zelldurchmesser den dritten, so zeigen die Zellen flache, plättchenförmige Gestalt, wie viele Blutkörperchen; überwiegt ein Zelldurchmesser die beiden anderen an Länge, so sind die Zellen gestreckt, prismatisch oder mehr oder weniger faserförmig, wie die Prosenchymzellen der Pflanzen und die Muskelzellen der Tiere. Damit ist aber die Mannigfaltigkeit der Zellgestalten bei weitem nicht erschöpft, und besonders die freien Zellen, die

Protisten, zeigen eine Fülle der sonderbarsten Formen. Die nackten Zellen dagegen besitzen eine sehr weitgehende Formveränderlichkeit; sie können ihre Umrisse beständig wechseln und zeigen kaum die gleiche Gestalt zum zweiten Male, außer wenn sie sich auf Reiz zur Kugelform zusammenziehen; solche Zellen sind z. B. die weißen Blutkörperchen der Wirbeltiere und unter den Protisten die Amöben.

Das Protoplasma selbst kann im Innern sehr verschiedenartige Bildungen enthalten: Flüssigkeitsvakuolen und Gasblasen, Assimilationsmaterial und Zersetzungsprodukte, Umbildungen und Abscheidungen, besonders in Gestalt von Fasern wie Muskelfibrillen, Neurofibrillen und Stützfasern, in Drüsenzellen häufig auch Stoffe, die sie passieren, um unverändert oder verändert zur Abscheidung zu kommen, kurz Bildungen, die dem Protoplasma als solchem fremd sind, die aber mit den besonderen Lebensverrichtungen der Zelle im Zusammenhang stehen und ihr eine bestimmte Eigenart verleihen.

Unter den Kernstoffen, die dem Zellkern eigentümlich sind, ist der reichlichste und wichtigste das Chromatin. Diesen Namen trägt es, weil es sich mit bestimmten Farbstoffen wie Karmin und Hämatoxylin besonders stark färbt. Es ist meist in der Form von größeren und kleineren Brocken und Körnchen im Kern verteilt, getragen von einem fädigen Gerüstwerk, dessen Substanz als Achromatin oder Linin bezeichnet wird. Nur in bestimmten Fällen legen sich diese Körnchen zu größeren Massen zusammen und bilden z. B. in gewissen Entwicklungszuständen der Eizellen eine einheitliche kuglige Masse oder bei den Kernteilungen fadenförmige oder rundliche Portionen, die Chromosomen. Durch die chemische Analyse kern- und chromatinreicher Substanzen ist es mit ziemlicher Sicherheit festgestellt, daß der Begriff des Chromatins nahezu mit dem chemischen Begriff der Nukleïne zusammenfällt; außerdem läßt sich durch mikrochemische Untersuchungen (Verdauungsversuche) nachweisen, daß die Nukleïne vornehmlich auf den Zellkern beschränkt sind. Die Nukleïne sind Eiweißverbindungen, die sich durch ihren Gehalt an Phosphor vor anderen Eiweißen auszeichnen.

Außerdem kommen häufig in den Kernen ein oder mehrere kuglige Gebilde vor, die sogenannten Kernkörperchen oder Nukleolen. Nicht alle so bezeichneten Bildungen sind von gleicher Beschaffenheit; meist bestehen sie aus einem Stoff, der sich weniger färbt als Chromatin, aus Paranukleïn. Nicht selten aber sind sie abweichend zusammengesetzt. Über ihre Bedeutung im Kerne ist nichts bekannt.

Einen besonderen Bestandteil der tierischen Zelle, das Zentralkörperchen oder Centrosoma, werden wir später in dem Kapitel über Fortpflanzung bei der Besprechung der Zell- und Kernteilung näher kennen lernen. Die Ansicht, daß es ein ständiges Organ der Zelle sei, wird durch gar manche Befunde gestützt, jetzt aber auch nicht selten bestritten. Sein völliges Fehlen in pflanzlichen Zellen zeigt jedenfalls, daß man es nicht jeder Zelle schlechthin zuschreiben darf.

Es ist leicht zu beobachten, daß kleine Zellen im allgemeinen auch einen kleinen Kern haben, große Zellen dagegen einen großen oder zahlreiche kleine Kerne. Bei der gleichen Zellart aber ist im allgemeinen das Massenverhältnis von Kern und Protoplasma nicht zufällig, sondern in bestimmter Weise geregelt, so daß es nur innerhalb enger Grenzen schwankt. Zellen verschiedener Art jedoch können darin voneinander abweichen. Boveri befruchtete gleichgroße kernhaltige und kernlose Stücke von Seeigeleiern; aus beiden entwickelten sich Larven. In den kernhaltigen Eistücken addierte sich bei der Befruchtung der Kern des Samenfadens zum Eikern, in den kernlosen lieferte der Kern des Samenfadens allein die Kernsubstanz, die infolgedessen an Masse geringer

war. Daher bestanden die Larven, die aus den kernhaltigen Eistücken hervorgingen, aus weniger und größeren Zellen mit größeren Kernen als diejenigen, die sich aus kernlosen Stücken entwickelten (Abb. 4). Das gleiche zeigt ein Versuch von Gerassimoff: Wenn man bei der einzelligen Alge Spirogyra durch Kälteeinwirkung die Zellteilung beeinflußt, so kann es geschehen, daß die beiden Tochterkerne sich nicht auf die beiden Zellhälften



Abb. 4. Teile einer Seeigellarve mit ihren Kernen.
A Von einer Larve, die aus einem kernhaltigen Eibruchstück gezüchtet wurde, *B* von einer solchen aus einem kernlosen Bruchstück. *a* und *b* Epithelstücke der betreffenden Larven bei stärkerer Vergrößerung. Nach Boveri.

verteilen, sondern eine Hälfte beide Kerne enthält, während die andere kernlos bleibt. Die kernhaltige Tochterzelle besitzt also verhältnismäßig noch einmal soviel Kernmaterial als eine normale Spirogyra-Zelle. Sie muß daher auf die doppelte Größe einer solchen anwachsen, ehe sie sich wieder teilen kann (Abb. 5). Wenn man andererseits Protozoën, z. B. Actinosphaerium oder Dileptus, hungern läßt und so ihren Plasmakörper verkleinert, so vermindert sich auch ihre Kernmasse. Es stehen also Zellgröße und Kerngröße in einem gegenseitigen Abhängigkeitsverhältnis. Aber diese Regel unterliegt mannigfachen Komplikationen, denen wir hier nicht nachgehen können.

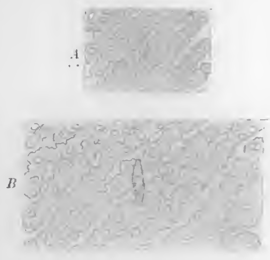


Abb. 5. Zellen von einer Fadenalge (Spirogyra). *A* gewöhnliche Zelle, *B* solche mit doppelt großem Kern. Nach Gerassimoff.

Über die Rolle, die der Kern in der Zelle spielt, wußte man lange Zeit nichts und half sich mit Spekulationen, denen tatsächliche Grundlagen fehlten. Man hielt den Kern für das „Lebenszentrum" der Zelle, für den eigentlichen Sitz des Lebens; die hervorragende Rolle, die er bei der Zellteilung spielt, war geeignet, diese Auffassung zu begünstigen. Man ist jetzt auf Grund von Beobachtungen und Versuchen von dieser Anschauung abgekommen: Kern und Protoplasma sind gleich wichtig für das Zustandekommen der Lebenserscheinungen; man kann weder von dem einen noch von dem andern sagen, daß es die Hauptrolle spiele. Jene früheren Ansichten sind ebenso irrtümlich, wie die Phantasien über den Sitz des Lebens im menschlichen Körper: Aristoteles suchte ihn im Herzen, Plato im Blut, die Pythagoreer im Hirn. Aber wir wissen, daß keines davon entbehrlich ist, ebensowenig wie viele andere Organe; das Leben beruht auf dem Zusammenwirken aller Organe. So stehen auch Kern und Protoplasma in dem Verhältnis gegenseitiger Abhängigkeit und Wechselwirkung. Ihre

örtliche Sonderung und die Verschiedenheit ihrer chemischen Beschaffenheit machen es von vornherein wahrscheinlich, daß auch ihre Tätigkeiten verschieden sind; aber sie sind beide notwendig. Es besteht eine Arbeitsteilung zwischen diesen Zellbestandteilen, und wenn wir auch nicht bis ins einzelne genau die Rolle eines jeden anzugeben vermögen, ja sogar noch ganz in den Anfängen unserer Erkenntnis stehen, so können wir doch einiges wenige mit Sicherheit behaupten.

Die gegenseitige Abhängigkeit von Protoplasma und Kern zeigt sich am deutlichsten darin, daß sowohl ein Stückchen Protoplasma ohne Kern als auch ein Kern ohne Protoplasma nicht lebensfähig sind, sondern zugrunde gehen. Das beweisen die zahlreichen Versuche an Protisten, die von Gruber, Hofer nnd vielen anderen nach ihnen angestellt worden sind. Wenn man ein Infusionstierchen in mehrere Stücke zerteilt derart, daß jeder Abschnitt ein Kernbruchstück enthält, was beispielsweise bei einem Stentor (vgl. Tafel 7) mit langgestrecktem, rosenkranzartig eingeschnürtem Kerne keine besonderen Schwierigkeiten bietet, so ergänzt sich jedes Stück wieder zu einem vollständigen Tier, indem es die ihm fehlenden Teile neu bildet (Abb. 6). Trennt man dagegen ein kernloses Bruchstück ab, so geht dasselbe nach einiger Zeit zugrunde, während der kernhaltige Teil des Tieres sich ergänzt und weiter lebt. Ebenso ist es mit einer geteilten Amöbe: das Stück, das den Kern enthält, lebt weiter; der kernlose Abschnitt vermag sich zwar einige Zeit zu bewegen, aber er geht mit Sicherheit nach kürzerer oder längerer Frist zugrunde. Andererseits gelang es Verworn, den Kern aus einem großen Radiolar, Thalassicolla nucleata Huxl., vom Protoplasma zu trennen; auch dieser vermochte nicht ohne Protoplasma weiter zu leben, sondern zerfiel nach kurzer Zeit.

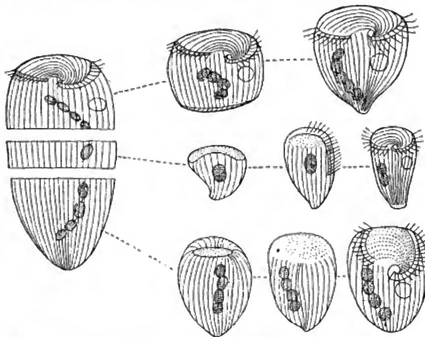


Abb. 6. Zerteilter Stentor coeruleus Ehrbg. in Regeneration. Nach Gruber.

Während nun in gleicher Weise ein kernloses Stück einer Eizelle zugrunde geht, läßt sich dasselbe am Leben erhalten und zur Entwicklung bringen, wenn ein neuer Kern in dasselbe eingeführt wird. Boveri konnte zeigen, daß kernlose Bruchstücke von Seeigeleiern zur Entwicklung kommen, wenn sie befruchtet werden, d. h. wenn ein Samenfaden in sie eindringt und so durch den Kern desselben der fehlende Eikern ersetzt wird. Es bildet sich dann eine Larve, die einer normalen Seeigellarve völlig gleicht, nur entsprechend kleiner ist als eine solche.

Welcher Art das Verhältnis zwischen Kern und Protoplasma ist, dafür geben uns ebenfalls solche Versuche einigen Anhalt. An den kernlosen Teilstücken von Amöben zeigen sich zwar noch Bewegungen, aber die Stücke haften nicht mehr an der Unterlage, da die Ausscheidung eines klebrigen Stoffes, der dieses Anhaften bewirkt, bei Abwesenheit des Kernes unterbleibt. Hatten die Amöben Infusionstierchen als Nahrung in ihr

Protoplasma aufgenommen, so geht in den kernhaltigen Stücken die Verdauung derselben ununterbrochen weiter; in den kernlosen werden sie zwar angedaut, aber nicht ganz aufgelöst. Ähnliches wurde bei verwandten Formen beobachtet. — Kernlose Stücke von Infusorien ferner waren nicht imstande, an der Wundstelle eine schützende Membran, eine Kutikula, abzuscheiden, wie dies die kernhaltigen Stücke tun, obgleich sie oft ziemlich lange lebten. Ebenso konnten nur kernhaltige Stücke von kalkschaligen Rhizopoden (Polystomella) an der Wundstelle den Schalendefekt ausbessern, kernlose aber nicht. Auch an Bruchstücken verschiedenster Algenzellen (Spirogyra, Vallonia, Siphonocladus) hängt die Fähigkeit, eine Zellulosemembran zu bilden, von der Anwesenheit eines Kernes ab; wenn ein kernloses Bruchstück einer Spirogyra-Zelle durch Protoplasmafädchen mit der unverletzten Nachbarzelle in Verbindung steht, so kommt auch ihm noch diese Fähigkeit zu; kernlose isolierte Stücke dagegen vermögen keine Membran zu bilden. Alle diese Ausfallerscheinungen, die bei kernlosen Zellstücken auftreten, haben das Gemeinsame, daß es stoffliche Leistungen der Zelle sind, die durch das Fehlen des Kernes beeinträchtigt werden: die Bewegungsfähigkeit der Zelle bleibt bestehen, dagegen die Bildung verdauender Säfte und die Erzeugung gewisser Abscheidungen erscheint unterbrochen.

Es gibt aber eine Reihe von Tatsachen, die diese erschlossene Annahme direkt bestätigen und unzweideutig zeigen, daß der Kern bei den Stoffwechselvorgängen in der Zelle wesentlich beteiligt ist. Wenn auch im allgemeinen diese stofflichen Umsetzungen nicht mit augenfälligen, uns deutlich erkennbaren Veränderungen des Kernes verbunden sind, so sind doch einige Fälle bekannt, wo solche auftreten. Für die Beteiligung des Kernes an der Verarbeitung von Nährsubstanzen mögen zwei Beispiele genügen. Der Eierstock des Schwimmkäfers Dytiscus besteht, wie allgemein bei den Käfern, aus Eiröhren, in denen abwechselnd die großen Eizellen (2) und eine Anzahl kleiner Nährzellen (3) gleichsam in Fächern hintereinander liegen (Abb. 7 A). Von den Nährzellen aus tritt zeitweise eine Menge körniger Substanz in die Eizelle über, und nach dieser Seite hin ist der Kern der letzteren verlagert und sendet in die körnige Nährmasse zahlreiche dünne Fortsätze hinein; dadurch wird hier eine bedeutende Oberflächenvermehrung des Kernes bedingt, die der Aufnahme dieser Stoffe förderlich ist. — Das andere Beispiel bezieht sich auf eine sehr nahrungsdotterreiche Zelle in den frühesten Entwicklungsstadien einer Schnecke, Nassa mutabilis Lm. (Abb. 7 B). Hier nimmt der Kern (1) von einer Seite her Dottersubstanzen auf: die Dotterkörner (5) liegen seiner Wand dicht an, und diese erscheint stellenweise durchlöchert; wenn die Aufnahme lebhaft ist, finden sich sogar mehr oder weniger große Dotterkörner im Kerne selbst. Nach der andern Seite scheidet der Kern eine feingranulierte Substanz ab: es bilden sich in ihm Vakuolen dieser Substanz, die zusammenfließen und nach außen durchbrechen; dadurch bekommt er hier ein zerfetztes Aussehen, das an die Fortsätze des Eikerns von Dytiscus erinnert, aber anders zu erklären ist. Die wahrscheinliche Deutung dieses Vorganges ist die, daß der Dotter auf diese Weise in einen für das Protoplasma leichter assimilierbaren Körper verwandelt wird. Im gleichen Sinne läßt sich die Tatsache deuten, daß in den Eierstockseiern mancher Tiere (z. B. Coelenteraten, Insekten), die während ihres Wachstums ihre Nahrung von einer Seite her bekommen, der Kern gerade nach dieser Seite zu verlagert ist. Da jedoch diese Erscheinung durchaus nicht allgemein ist, kommt ihr weniger Gewicht zu.

Häufiger sind die Fälle, wo sich eine Beteiligung des Kernes an der Absonderungstätigkeit der Zelle erkennen läßt. In vielen Drüsenzellen sieht man, Hand in Hand mit wechselnder Inanspruchnahme der Drüsen, bestimmte Veränderungen an den Kernen auf-

treten. Wenn man durch Einspritzung eines Pflanzengifts, des Pilokarpins, in das Blut die Drüsentätigkeit über das gewöhnliche Maß steigert, werden diese Umwandlungen besonders auffällig. Man sieht dann z. B. in den Drüsenzellen der Ohrspeicheldrüse bei Säugern, daß der Kern zunächst seine Masse vermehrt, selbst bis auf das fünffache; dann gibt er den größten Teil seiner chromatischen Substanz an das Protoplasma ab und schrumpft dabei stark zusammen; später erholt er sich wieder und bildet sein Chromatin

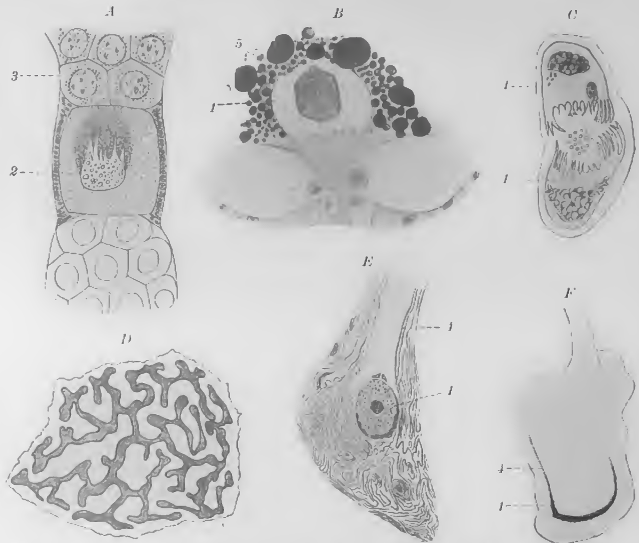


Abb. 7. *A* Eizelle (*2*) vom Gelbrand (Dytiscus marginalis L.), zwischen zwei Nährfächern. *B* Aufnahme und Verwandlung des Dotters durch den Kern (*1*) einer großen Furchungszelle beim Embryo einer Schnecke (Nassa). (Darunter liegt eine Anzahl anderer Zellen.) *C* Doppelzelle vom Wasserskorpion (Nepa), die den Eistiel absondert. *D* Zelle mit verästeltem Kern aus der Spinndrüse einer Köcherfliegenlarve (Platyphylax). *E* Drüsenzelle aus dem Auge von Alciopa. *F* Drüsenzelle eines Egels (Branchellion). *1* Kern, *2* Eizelle, *3* Nährzelle, *4* Sekretmasse, *5* Dotterkörner. *A* und *C* nach E. Korschelt, *B* nach R. W. Hoffmann, *D* nach Marshall u. Vorhies, *F* nach einer Originalzeichnung von B. Sukatschoff.

neu auf Kosten von Stoffen, die er aus dem Protoplasma aufnimmt. — Eine Oberflächenvergrößerung des Kernes nach der Seite hin, nach der das Sekret ausgeschieden wird, findet sich bei den Zellen bzw. der Doppelzelle, die den Stiel der Eier bei einer Wasserwanze, dem sogenannten Wasserskorpion (Nepa) abscheidet (Abb. 7 C); also eine ähnliche Bildung, wie bei den Kernen der Dytiscus-Eizellen, nur zur Abgabe, nicht zur Aufnahme von Stoffen dienend. In vielen stark in Anspruch genommenen Drüsenzellen bei Gliederfüßlern ist die Oberfläche des Kernes durch Verästelung desselben vergrößert, was ebenfalls mit dem Anteil desselben an der Absonderungstätigkeit zusammenhängen dürfte (Abb. 7 D). — Daß der Kern bei der Sekreterzeugung hervorragend beteiligt ist, scheint auch aus dem Verhalten der großen Drüsenzelle am Auge des Ringelwurms Alciopa

hervorzugehen (Abb. 7E): das Sekret bildet in dieser Zelle einen Strang, der, vom Kern ausgehend, in den verengerten Hals der Zelle eintritt; der Kern sitzt dem Sekretstrang auf, wie ein Ei in einem Eierbecher steckt. Die andre Seite des Kernes zeigt eine Oberflächenvermehrung durch Fältelung; wahrscheinlich werden hier Stoffe aus dem Protoplasma aufgenommen, um im Kern zum Sekretstoff umgewandelt zu werden. — In ähnlicher Weise läßt sich der Ursprung des Sekretstromes aus dem Kerne bei den Drüsenzellen eines Egels (Branchellion) erkennen (Abb. 7F): hier ist der verästelte flache Kern becherförmig gewölbt; auf der konvexen Seite der Wölbung liegt das wabige Protoplasma, die Becherhöhlung ist von der homogenen Sekretmasse erfüllt; der Kern trennt die beiden Massen. Diese Anordnung weist deutlich auf die Beteiligung des Kerns an der Sekretbildung hin. — Es ließen sich noch mehr solche Beispiele anführen, die einen Schluß auf die Beteiligung des Kerns an den stofflichen Veränderungen in der Zelle gestatten.

Aber es gibt noch eine andere Tatsache, die allgemeiner für die Teilnahme des Kernes an den Absonderungsvorgängen spricht. Eine Anzahl der von Drüsen abgesonderten Fermente haben sich bei der chemischen Analyse als Nukleïnverbindungen, sogenannte Nukleoproteïde erwiesen oder sind doch an solche gebunden, z. B. Fibrinfermente und Pepsin. Die Nukleïne aber sind, wie man weiß (s. o.), in der Hauptsache auf den Kern beschränkt. Also läßt sich hieraus ein Schluß auf die Kerntätigkeit bei ihrer Absonderung ziehen. Ja es läßt sich sogar die Möglichkeit in Erwägung ziehen, ob nicht wenigstens ein Teil der Fermente, die in der Zelle wirksam sind, überhaupt ihren Ursprung und wohl auch ihren Hauptsitz im Kern haben. Dann wäre für die Beteiligung des Kernes sowohl an der Umwandlung aufgenommener Nahrung in assimilierbare Stoffe als auch an der Umwandlung von Zellsubstanzen in Sekretstoffe ein einheitlicher Gesichtspunkt gefunden: die Fermente im Kern wären es dann, die diese Stoffumwandlungen bewirken. Doch sind die Grundlagen für eine solche Annahme einstweilen noch nicht sicher genug.



Abb. 8. Chromidialapparat in den Muskelzellen von Ascaris lumbricoides L. A nach Ruhe, B nach einstündiger elektrischer Reizung. 1 kontraktiler Mantel, 2 unverändertes Protoplasma der Muskelzelle. Nach Goldschmidt.

Mit den besprochenen Beziehungen sind jedoch keineswegs die Wechselwirkungen zwischen Protoplasma und Kern erschöpft. Man kennt eine Anzahl von Beispielen dafür, daß chromatinartige Kernstoffe den Kern verlassen und in das Protoplasma eintreten, wo sie sich durch ihr Verhalten gegen Farbstoffe nachweisen lassen. Diese Chromidialsubstanzen, wie sie genannt werden, sind in verschiedener Menge in den Zellen vorhanden: bald sind sie mächtig entwickelt, bald nur spärlich oder fehlen ganz. Das hängt mit den verschiedenen Funktionszuständen der Zelle zusammen. Beim Spulwurm (Ascaris) sind diese Verhältnisse genauer untersucht. Dort enthalten stärker beanspruchte Zellen mit mannigfaltigerer Verrichtung auch größere Massen Chromidialsubstanzen. In Darmzellen treten sie nur auf, wenn die Zelle in lebhafterer Betätigung ist, wenn also Nahrungströpfchen ins Plasma aufgenommen sind; bei Hungertieren dagegen, also in untätigen Darmzellen, fehlen sie. In Muskelzellen (Abb. 8) finden sie sich, wenn die Zellen zu

besonders lebhafter Tätigkeit gereizt werden, zunächst massenhaft; bei übermäßiger Anstrengung aber zerfallen sie ohne Möglichkeit eines Ersatzes: sie werden aufgebraucht.

Der Chromidialsubstanz sind wahrscheinlich auch die starkfärbbaren sogenannten Nißlschen Schollen gleichzusetzen, die sich in den Ganglienzellen des zentralen Nervensystems sehr vieler Wirbeltiere finden. Man hat bei Säugetierembryonen beobachtet, daß sie sich durch Auswanderung von Chromatin aus dem Kern bilden, und für ihre Herkunft aus dem Kern spricht auch die Tatsache, daß bei den Schwanzlurchen, wo sie fehlen, das Chromatin des Kerns in den Ganglienzellen vermehrt ist im Vergleich mit den gleichen Zellen anderer Wirbeltiere. Bei der Tätigkeit der Ganglienzellen treten nun auch Veränderungen an den Nißlschen Schollen und am Kern auf (Abb. 9): zunächst nimmt der Kern an Umfang zu und die Masse der Schollen verkleinert sich; die Erschöpfung findet ihren Ausdruck in einer Verkleinerung des Kernes und weiterer Verminderung der Schollensubstanz; in der Ruhe wird dann letztere allmählich wieder ersetzt.

Abb. 9. Ganglienzellen aus dem Lendenmark des Hundes. *A* von einem ausgeruhten, *B* von einem erschöpften Hund. Nach Mann.

Wenn somit der Kern an der Tätigkeit der Zelle in der Weise Anteil nimmt, daß aus ihm chromatinartige Massen in das Zellprotoplasma austreten, so erscheint es weniger verwunderlich, wenn bei einer Anzahl niederer Organismen der Kern als gesonderter Zellbestandteil überhaupt nicht besteht, sondern durch gleichmäßig in der Zelle verteilte Chromatinkörner, durch Chromidien, ersetzt ist. So ist es bei den Bakterien. Die Natur dieser Körner als Äquivalente des Kernes äußert sich besonders deutlich darin, daß sie bei der Sporenbildung mancher Bakterien sich zu zwei kernartigen Haufen zusammenlagern, wodurch das Aufgehen des Bakteriums in die beiden Sporen eingeleitet wird, wie durch die Teilung des Kernes die Zweiteilung der Zelle (Abb. 10). Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die diffuse Verteilung der Chromidialsubstanz im Protoplasma den ursprünglichen Zustand darstellt, und daß das Vorhandensein scharf abgegrenzter Kerne als Fortschritt in der Arbeitsteilung innerhalb der Zelle zu betrachten ist. Unter den Protisten, wo vielfach zwei Kerne, ein Stoffwechselkern und ein Geschlechtskern nebeneinander vorhanden sind (vgl. im Kapitel über Fortpflanzung), kann einer dieser beiden zeitweilig durch diffus im Plasma verteilte Chromidialsubstanz vertreten sein. Die Einwirkung des Kernes auf die Zelltätigkeit durch Abgabe von Chromidien an das Zellprotoplasma, die wir oben von den Zellen vielzelliger Tiere kennen lernten, wäre dann ein Nachklang jenes früheren, ursprünglichen Zustandes, der nur bei den Bakterien noch fortbesteht.

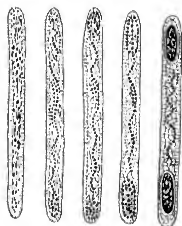


Abb. 10. Stufen der Sporenbildung bei Bacillus bütschlii Schaud. Nach Schaudinn.

So weisen eine Reihe von Erfahrungen darauf hin, daß der Kern bei der Tätigkeit der Zelle, besonders bei der Ernährungs- und Absonderungstätigkeit, beteiligt ist, und daß andrerseits ein Ersatz verbrauchter Kernstoffe durch Aufnahme von Stoffen aus dem Protoplasma geschieht. Zwar sind alles dies nur Andeutungen, die auf die Innigkeit der Beziehungen zwischen den beiden Zellbestandteilen hinweisen. Eine genaue Kenntnis

der Wechselverhältnisse muß sich uns so lange entziehen, als unsere Kenntnisse über den Chemismus der Zelle überhaupt noch so im argen liegen, wie sie es bis jetzt tun. Erst wenn wir wissen, wie die aus dem Kern austretenden Stoffe beschaffen sind und wie sie mit den Stoffen des Protoplasmas reagieren, können wir hoffen, mit größerer Bestimmtheit diese hochinteressanten Beziehungen erkennen zu können.

C. Die Lebewesen als Einzelzellen und Zellverbände.

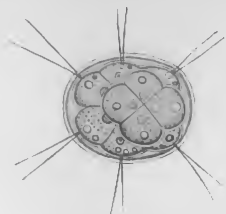
Jedes Lebewesen ist in gleicher Weise eine Lebenseinheit, wenn man es mit Rücksicht auf seine Lebensäußerungen betrachtet: es ist ein abgeschlossener, unabhängig für sich bestehender Organismus, bei dem alle Einzelteile derart zusammenwirken, daß der Fortbestand des Ganzen dadurch gesichert ist; mit andern Worten, es ist selbsterhaltungsfähig. Im physiologischen Sinne also ist jedes Lebewesen ein Individuum. Das gilt ganz unabhängig davon, in welchem Verhältnis die Einzelteile des Ganzen zueinander stehen, ob sie Teile einer Zelle sind, oder ob sie zusammengesetzte Organe sind, die aus mehr oder weniger zahlreichen Zellen bestehen; es gilt für das Geißeltierchen und die Amöbe ebensogut wie für den Kirschbaum und den Menschen. In bezug auf die Einheitlichkeit der Lebensäußerungen sind sie alle gleichwertig.

Anders ist es, wenn man von den Lebensäußerungen absieht und die Körpermaschine nach ihrer Zusammensetzung, nach ihrem Aufbau aus einzelnen Bestandteilen betrachtet. Dann sind die Lebewesen verschiedenartig: was uns bei den einen als abhängiger Bestandteil des Ganzen begegnet, das hat bei den anderen selbständiges Dasein und bildet ein unabhängiges Ganzes. Die einfachsten Lebewesen haben denselben Formwert wie die Bausteine, aus denen höhere Lebewesen aufgebaut sind, und diese stehen im gleichen Verhältnis zu noch komplizierteren Organismen. Die Formeinheit aber ist das eine Mal selbständig und selbsterhaltungsfähig, sie ist zugleich Lebenseinheit; das andre Mal ist sie abhängig, zu gesondertem Leben unfähig. Im morphologischen Sinne also müssen wir verschiedene Stufen der Zusammengesetztheit bei den Lebewesen unterscheiden, verschiedene Individualitätsstufen.

Als niederstes morphologisches Individuum, als Individuum erster Ordnung, tritt uns die Zelle entgegen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß es noch niedrigere Einheiten gibt, aus denen sich die Zellen aufbauen. Jedenfalls aber kennen wir solche bisher nicht. Wir haben auch keinen zwingenden Grund, solche anzunehmen. Wenn man den Zellbegriff weit genug faßt und nicht die Arbeitsteilung zwischen Protoplasma und Zellkern als notwendig für die Zelle fordert, so können wir auch die einfachsten bekannten Lebenseinheiten mit unter den Begriff Zelle bringen. Die Zelle tritt uns als selbständiges Lebewesen entgegen in der ganzen Reihe der Urpflanzen und Urtiere, der Protophyten und Protozoën, oder wie man beide zusammenfassen kann, der Protisten: jedes dieser Lebewesen stellt eine einzige Zelle vor. Die höheren Tiere und Pflanzen dagegen sind Zellverbände; bei ihnen ist die Zelle der einfachste anatomische Bestandteil.

Eine Zwischenstellung zwischen den Einzelzellen und den Zellverbänden nehmen die Protistenkolonien ein. In ihnen stehen die Zellen in lockrerem oder engerem Zusammenhang: aber sie sind alle gleich in Form und Verrichtung und lassen sich, unbeschadet ihrer Lebensfähigkeit, voneinander trennen. Es ist keine gegenseitige Abhängigkeit der Einzelzellen eingetreten, sie sind nicht infolge von Arbeitsteilung auf ein Zusammenwirken angewiesen. Stets sind es auch nur verhältnismäßig wenige Zellen, die eine solche Ko-

lonie zusammensetzen. Hierher gehören z. B. unter den Geißeltierchen Pandorina (Abb. 11), deren Einzelzellen durch eine gemeinsame Gallerthülle verbunden sind, unter den Wimperinfusorien die auf einem gemeinsamen verästelten Stiele sitzenden Glockentierchen, Carchesium (Abb. 12) und Epistylis.


Abb. 11. Pandorina morum Ehrbg., eine Kolonie von Geißeltierchen. Vergr. 120fach. Nach Stein.

Ganz anders stellen sich die vielzelligen Pflanzen und Tiere dar, die Metaphyten und Metazoën. Schon bei den niederen Vielzelligen ist die Zahl der Zellen meist sehr groß, für die meisten beträgt sie Millionen, für viele sogar ungezählte Millionen. Wird doch beim Menschen die Zahl der roten Blutkörperchen allein schon auf 21½ Billionen berechnet. Die Einzelzellen des Verbandes sind hier voneinander verschieden. Die Arbeit, die für den Verband zu leisten ist, verteilt sich auf die Zellen desselben derart, daß die einen die Aufnahme und Verarbeitung der Nahrung, andre die Ausscheidung der Stoffwechselprodukte, noch andre die Bewegung, Reizaufnahme und Reizleitung, wieder andre schließlich die Fortpflanzung übernehmen. Erst durch das einheitliche Zusammenwirken der Elemente kommt die Betätigung der Gesamtheit zustande, und aus dem Zustande des Ganzen ergibt sich wiederum für jeden Teil die Art seiner Existenz. Wir haben hier Individualitäten höheren Grades vor uns, Individuen zweiter Ordnung, oder, wie Haeckel sie nennt, Personen. Die gewebliche Differenzierung, die aus der Arbeitsteilung unter den Einzelzellen hervorgeht, beginnt mit den einfachsten Anfängen. Volvox (Abb. 13), den wir als niederstes vielzelliges Wesen betrachten können, gleicht in den Grundzügen einer Kolonie von Geißeltieren wie Pandorina; nur die Arbeitsteilung zwischen Körperzellen und Fortpflanzungszellen erhebt ihn auf eine höhere Stufe. Bei Pandorina ist jede Zelle der Kolonie fähig, sich durch Teilung zu einer neuen Kolonie zu entwickeln, entweder ohne weiteres oder nach vorhergegangener Vereinigung mit einer anderen Zelle. Bei Volvox dagegen dienen der Fortpflanzung nur einzelne auserwählte Zellen, die sich von den übrigen unterscheiden; die anderen ernähren und bewegen das Ganze und gehen später zugrunde. Bei den übrigen Metaphyten und


Abb. 12. Carchesium polypinum Ehrbg., eine Kolonie von Wimperinfusorien. Vergr. 150fach. Nach Ehrenberg.

Metazoën ist die Arbeitsteilung viel weiter fortgeschritten als bei Volvox; schließlich ist für jede besondere Verrichtung eine besonders gestaltete Zellart vorhanden.

Wie die selbständigen Zellen, die Protisten, sich zu Zellkolonien verbinden, so können sich die Personen zu mehr oder weniger lockeren Verbänden, zu Stöcken, vereinigen. Tierstöcke sind z. B. die Moostierchen, die Korallen u. a.; als Pflanzenstock kann man eine Erdbeerpflanze mit ihren Ausläufern betrachten. Auch in solchen Stöcken kann zwischen den einzelnen Personen eine Arbeitsteilung eintreten, so daß nicht jede Person

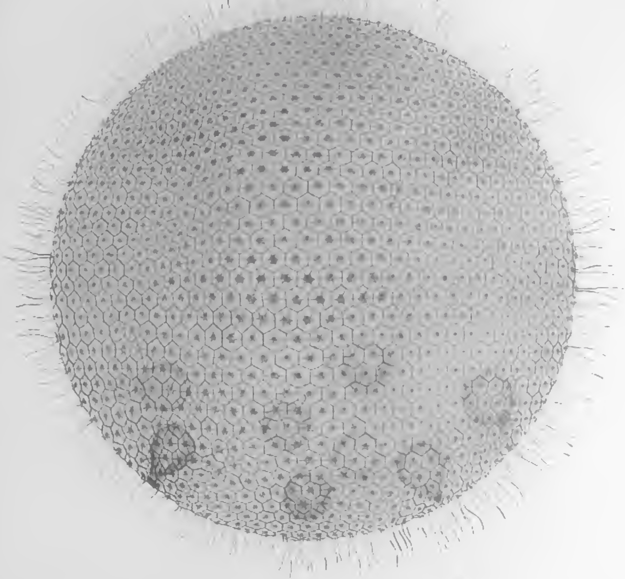


Abb. 13. Kugeltierchen (Volvox aureus Ehrbg.) mit Eiern.

für sich eine selbständige Lebenseinheit ist, sondern auf andre Personen des Stockes für bestimmte Bedürfnisse angewiesen ist. Tierstöcke mit Arbeitsteilung stellen also wieder eine höhere Individualitätsstufe dar, sie sind Individuen dritter Ordnung. Ein Beispiel dafür sind die sogenannten Staatenquallen oder Siphonophoren (Abb. 14 u. 15). Die einzelnen Personen des Stockes haben den Wert eines Polypen oder einer Qualle; aber sie sind durch die Arbeitsteilung ungleich geworden (Abb. 15): die einen besorgen die Nahrungsaufnahme für die Gesamtheit (4); andre dienen als Luftblasen zum Tragen des Stockes im Wasser (1); noch andre besorgen als Schwimmglocken (2) durch ihre rhythmischen Zusammenziehungen die Fortbewegung; besonders gestaltete Personen dienen als Fühl-

fäden (5); andre, die mit sogenannten Nesselkapseln, das sind ausstülpbare Giftdrüsen, reichlich versehen sind, fungieren als Wehrpersonen; schließlich sind auch für die Fortpflanzung besondre Personen (3) des Stockes vorhanden, in denen Eier und Samenfäden entstehen.

Die Zelle bildet überall die morphologische Einheit. Ihre physiologische Betätigung aber ist merklich verschieden, je nachdem sie als Protistenzelle ein besonderes Lebewesen

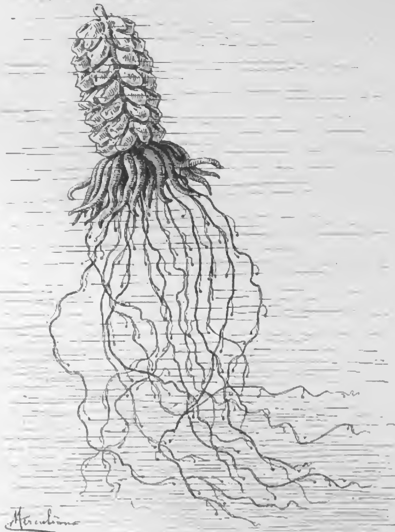


Abb. 14. *Physophora hydrostatica* Forsk., eine Siphonophore.

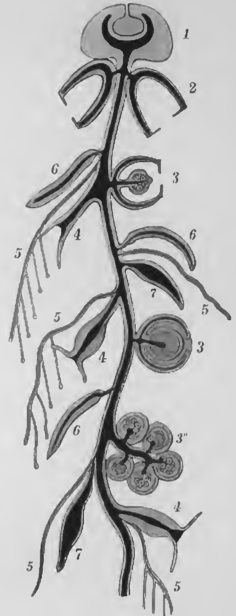


Abb. 15. Schema der Organisation eines Siphonophorenstockes.
1 Schwimmblase, 2 Schwimmglocke, 3 verschieden ausgebildete Geschlechtspolypen, 4 Freßpolyp, 5 Tentakel, 6 Deckstücke, 7 Taster. Der Magenraum ist schwarz gehalten. Nach Lang.

darstellt oder als Bestandteil einem umfassenderen Ganzen angehört. Im ersteren Falle ist sie physiologisch selbständig, im letzteren physiologisch abhängig.

In dem engen Bereich der Protistenzelle spielen sich alle jene Verrichtungen ab, die bei vielzelligen Pflanzen und Tieren beobachtet werden. Ihr Protoplasma enthält die Grundlagen für Verdauung, Assimilation und Ausscheidung, für die Fortpflanzung, für die Reizbarkeit und Zusammenziehung. Keine dieser Verrichtungen herrscht vor, keine tritt zurück. Der Bau der Protistenzelle aber ist, entsprechend der Vielseitigkeit der Verrichtungen, oft sehr verwickelt; besonders bei den Protozoën erhebt er sich zuweilen zu einer Höhe der Differenzierung, daß es nicht wundernehmen kann, wenn frühere Forscher sie als „vollkommene Organismen" betrachtet, d. h. den vielzelligen Tieren gleichgestellt haben und deren Organe, wie Gehirn, Darm, Geschlechtsorgane u. a. bei ihnen wahrzunehmen glaubten.

Nur in wenigen Fällen ist das Protoplasma der Protistenzelle gleichartig beschaffen; meist ist eine Arbeitsteilung zwischen verschiedenen Zellabschnitten eingetreten, die um so weiter geht, je höher die Leistungen der Zelle sind. Die Protozoënzellen besonders zeigen die verschiedenartigsten Anpassungen. Fast stets ist bei ihnen das Protoplasma in einen äußeren Mantel von Ektoplasma und eine innere Entoplasmamasse geschieden. Das Ektoplasma ist durchsichtiger und zäher als das grobwabige Entoplasma und enthält keine oder doch wenige Einschlüsse. Jenes besorgt die animalischen Verrichtungen der Nahrungsaufnahme, Bewegung, Reizaufnahme, diesem obliegt die Verdauung und Ausscheidung. Während das Entoplasma, bei der großen Gleichartigkeit seiner Betätigung, fast überall denselben Bau zeigt, ist das Ektoplasma die Grundlage für die mannigfaltigsten Differenzierungen, entsprechend seiner vielseitigen Inanspruchnahme. Wie am Körper der vielzelligen Wesen Organe, so lassen sich am Leib der Protistenzellen Organellen unterscheiden: Vorrichtungen für Nahrungserwerb, Bewegung, Angriff oder Verteidigung; sie alle sind ektoplasmatisch. Außerdem geht vom Ektoplasma meist die Ausscheidung schützender Membranen aus, und die Bildung verschiedenartiger Gehäuse aus Chitin, Zellulose, kohlensaurem Kalk, Kieselsäure oder andren Stoffen.

Im Gegensatz zu der Vielseitigkeit in den Lebensäußerungen der Protistenzellen ist die Tätigkeit der Zellen vielzelliger Lebewesen einseitig, wenigstens soweit sie im Dienste des Verbandes steht. Die Arbeitsteilung, die in der Protistenzelle zwischen den einzelnen Abschnitten des Zelleibes eingetreten ist, spielt sich hier zwischen den einzelnen Zellen oder Zellbezirken des Verbandes ab. Mit der Nahrungsaufnahme, der Bewegung, mit Verteidigung und Angriff, mit der Reizaufnahme, mit der Bildung äußerer Hüllen und innerer Stützorgane sind hier jeweils besondere Zellen des Pflanzen- oder Tierkörpers betraut. Aber die Arbeitsteilung geht nicht so weit, daß jede Zelle einzig und allein die Verrichtung ausübte, die ihr im Interesse des Ganzen obliegt. Vielmehr behält jede Zelle, solange sie lebt, auch ihre grundlegenden Lebenseigenschaften bei. Ein Leben ohne Stoffwechsel ist undenkbar: die Stoffwechseltätigkeiten, Assimilation, Atmung und Exkretion, bleiben daher der Zelle ungeschmälert erhalten, und ihre Intensität entspricht der Lebhaftigkeit der Lebensäußerungen. Die sogenannten animalen Funktionen, Bewegung und Reizbarkeit, werden zwar meist erheblich vermindert; trotzdem ist wohl kaum eine lebende Zelle vorhanden, die nicht gewisser aktiver Formveränderungen fähig wäre, und die nicht durch starke Reizung erregt würde. Die Arbeitsteilung hat nur die Wirkung, daß meist *eine* Tätigkeit der Zelle zu ihrer Haupttätigkeit wird, der gegenüber die andern mehr oder weniger zurücktreten.

Die Arbeitsteilung bringt im Zellverbande die gleichen Vorteile mit sich, die sich bei menschlichen Gemeinschaften in ihrem Gefolge beobachten lassen. Dadurch, daß von der Zelle nur eine Hauptverrichtung ausgeübt wird, geschieht deren Ausführung vollkommener und mit mehr Kraft, als wenn sie neben zahlreichen gleichberechtigten Funktionen herginge — gerade wie ein Anzug, den ein Schneider macht, besser und schneller gearbeitet wird als der, den ein Robinson für seine Bedürfnisse anfertigt. Die Folge der Arbeitsteilung ist Spezialisierung. Diese aber bewirkt bei virtuoser Ausbildung einzelner Fähigkeiten das Zurückbleiben der anderen, bei manchen Vorzügen viele Beschränkungen. So sind die Verbandszellen infolge der Arbeitsteilung in ihrer Form, in ihren Verrichtungen und in ihrer gesamten Lebensfähigkeit beschränkt.

Beschränkungen in der *Form* der Verbandszellen ergeben sich schon durch ihre dichte Zusammenlagerung im Verband: sie platten sich aneinander ab, schieben sich zwischen-

einander ein, und erhalten dadurch bestimmte Gestalten, wie sie bei den freilebenden Protistenzellen nie gefunden werden: prismatisch, kubisch, polyedrisch, mannigfach gekantet und geeckt. — Andere Formbeschränkungen hängen aufs engste mit Besonderheiten der Hauptverrichtung zusammen. Im embryonalen Leib eines vielzelligen Lebewesens sind die Zellen einander im Aussehen ähnlich, und erst mit dem Verschiedenwerden der Leistungen differenzieren sich auch die Formen. Manche Zellen bleiben den Elementen des Embryos ähnlich in der Gestalt und auch ähnlich im Inhalt: es sind die Zellen mit vorwiegenden Stoffwechselverrichtungen, bei den Pflanzen z. B. das Parenchym der Blätter, bei den Tieren die Zellen der verschiedenartigen Epithelien. Diesen einfacheren Zellformen stehen umgewandeltere gegenüber. Solche sind zunächst die Zellen, denen die mechanische Festigung des Körpers obliegt: bei den Pflanzen sind sie durch überaus dicke Wandungen ausgezeichnet, bei den Tieren dagegen sondern sie meist massenhafte Zwischenzellsubstanz zwischen sich aus, die als weichere oder härtere Masse, oft unter Einlagerung von Kalksalzen, zu Binde- und Stützorganen wird. Ganz besonders auffällig sind die Umgestaltungen, die bei den Tieren die kontraktilen und reizleitenden Zellen, also die Muskel- und Nervenzellen, erleiden. Sie sind meist langgestreckt, jene in der Richtung der Zusammenziehung, diese in der Richtung der Reizleitung; als Träger der spezifischen Tätigkeit sind in beiden Zellarten fibrilläre Bildungen aufgetreten, und zwar dort kontraktile, hier leitende Fibrillen.

Als Folge der weitgehenden Spezialisierung in Form und Verrichtung erscheint bei den meisten Verbandszellen auch das Nachlassen oder der gänzliche Verlust der Teilungsfähigkeit. Nur die Epithelien der Körper- und Darmoberfläche und bei den Wirbeltieren die roten Blutkörperchen werden ständig durch Zellvermehrung ersetzt. Bei den Muskelzellen sind Teilungen selten. Knorpel-, Knochen- und Bindegewebszellen teilen sich im ausgewachsenen Körper nicht mehr. Nervenzellen haben, sobald sie vollkommen differenziert sind, ihre Vermehrungsfähigkeit ganz eingebüßt.

Die Hauptbeschränkung der Verbandszellen besteht in dem Verlust selbständiger Lebensfähigkeit. Das hat in der Hauptsache seinen Grund in dem Verlust selbständiger Nahrungsaufnahme. Wie die sklavenhaltenden Amazonenameisen (Polyergus rufescens Latr.) das selbständige Fressen verlernt haben und zugrunde gehen bei reichlicher Nahrung, wenn nicht eine fütternde Sklavenameise zugegen ist, so sind die meisten Verbandszellen in betreff der Nahrungsaufnahme von anderen Zellen des Verbands, bei den Tieren von den Darmepithelzellen abhängig; die Nahrung wird ihnen zwar nicht schon assimiliert, aber doch in leicht assimilierbarer Form geliefert. Aber auch solche Verbandszellen, an denen wir alle Eigenschaften freilebender Zellen, vor allem auch die Fähigkeit selbständiger Nahrungsaufnahme beobachten, wie die weißen Blutkörperchen, können außerhalb des Verbandes nicht leben: sie sind an das „Milieu" des Körpers, an die Zusammensetzung der Körpersäfte angepaßt und gehen, wenn man sie etwa in Wasser bringt, zugrunde, wie ein Meerestier, das man in Süßwasser setzt.

Die Durchführung der Arbeitsteilung in den Zellverbänden bringt es mit sich, daß die einzelnen Verrichtungen auf bestimmte Stellen innerhalb des Pflanzen- bzw. Tierkörpers konzentriert werden: die verschiedenen Zellen liegen nicht regellos verstreut im Körper, sondern gleich funktionierende Zellen lagern sich zu Gruppen zusammen, den sogenannten Geweben. Es gibt also im allgemeinen so vielerlei Gewebe, als es verschieden funktionierende Zellen in einem Verbande gibt. Die Verschiedenartigkeit der Gewebe ist naturgemäß bei den Tieren viel größer als bei den Pflanzen, da die Zahl der verschiedenen

Funktionen größer ist: die besonderen Gewebe für die sogenannten animalen Funktionen, für Bewegung und Reizleitung, fehlen den Pflanzen.

Die Gewebe sind im vielzelligen Organismus zu Organen zusammengeordnet. Der Begriff des Gewebes bezieht sich lediglich auf die Beschaffenheit seiner Bestandteile, wie etwa die Begriffe Holz, Eisen. Der Begriff des Organs dagegen geht durchaus auf die Form und Begrenzung des betreffenden Teils, wie etwa die Begriffe Hebel oder Rad. Die Funktion eines Organs wird durch dasjenige Gewebe bestimmt, das den Hauptanteil an seinem Aufbau nimmt, beim Blatt z. B. durch die Parenchymzellen mit Chorophyllkörnern, beim Gehirn durch die Nervenzellen; neben diesen aber gehen noch „Hilfsgewebe" in die Zusammensetzung der Organe ein, so beim Blatt Gefäßbündel, beim Gehirn Stützgewebe. Man kann zwischen Oberflächenorganen und Massenorganen unterscheiden, ohne daß freilich diese Einteilung erschöpfend wäre: Oberflächenorgane sind durchaus alle Hilfsapparate des Stoffwechsels: die Blätter und Wurzeln der Pflanzen, die Organe der Atmung, Verdauung, Saftleitung und Exkretion bei den Tieren. Von ihrer Ausdehnung hängt die Größe des Stoffwechsels bei einem Lebewesen ab. Massenorgane dagegen sind die meisten Stützapparate des Pflanzen- und Tierkörpers, die Muskeln und das zentrale Nervensystem der Tiere: sie sind um so massiger, je höher die Ansprüche steigen, die an sie gestellt sind.

Die Funktionen eines Gewebes sind einheitlich, entsprechend seiner Zusammensetzung aus gleichen Elementen. Die Verrichtungen eines Organes dagegen brauchen nicht notwendig einheitlich zu sein; denn einerseits ist es aus verschiedenen Gewebsarten zusammengesetzt, andrerseits kann seine Anordnung am Körper verschiedenerlei Verrichtungen erlauben. So besorgt der Darm bei vielen niederen Tieren zugleich die Aufsaugung der Nährstoffe und die Absonderung der verdauenden Säfte; oder die Nierenkanäle (Nephridien) dienen bei vielen Ringelwürmern zugleich der Entfernung der Exkretstoffe und der Ausleitung der Geschlechtsprodukte. Bei fortschreitender Arbeitsteilung können sich solche verschiedene Funktionen auf getrennte Abschnitte des ursprünglich einheitlichen Organes verteilen. Bei den Wirbeltieren z. B. sind Magen, Leber und Bauchspeicheldrüse, die sich aus Teilen des einheitlichen Darmkanals beim Embryo entwickeln, mit der Ausscheidung der verschiedenen Verdauungssäfte betraut; der eigentliche Darm behält allein die Aufgabe, die vorbereiteten Nährstoffe aufzusaugen. Andererseits kann eine der Funktionen ganz verloren gehen und damit sogar eine ursprüngliche Nebenfunktion zur Hauptfunktion eines Organs werden. Bei den Amphibien besorgt im männlichen Geschlecht die Urniere neben der Ausscheidung von Stoffwechselprodukten zugleich die Ausleitung der Geschlechtsprodukte; bei Reptilien, Vögeln und Säugetieren jedoch geht die exkretorische Funktion der Urniere ganz verloren dadurch, daß ein neues Harnorgan entsteht; die Urniere behält dann ihre frühere Nebenverrichtung, die Ausführung der Geschlechtsprodukte, bei den Männchen als einzige Aufgabe bei, bei den weiblichen Tieren wird sie zurückgebildet. Oder die Alke benutzen die Flügel, die bei anderen Vögeln nur dem Fluge dienen, nebenbei auch beim Tauchen zum Rudern unter Wasser; bei den Pinguinen aber ist die Verwendung der Flügel als Flugwerkzeuge ganz in Wegfall gekommen, sie dienen ausschließlich als Ruder. Eine solche Umwandlung der Organe wird als Funktionswechsel bezeichnet; sie ist eine häufige Erscheinung, die für die Erklärung der Umbildungen bei Pflanzen und Tieren von großer Wichtigkeit ist.

Je weiter die Arbeitsteilung fortschreitet, um so mehr steigert sich die Leistungsfähigkeit eines Organismus. Aber den dadurch erreichten Vorteilen stehen auch gewisse Nach-

teile gegenüber. Je weiter die Arbeitsteilung geht, um so zahlreicher sind die Einzelorgane, deren Verrichtungen für das Weiterleben des Ganzen unentbehrlich sind. Versagt eines davon den Dienst, so wird dadurch das Leben des Ganzen vernichtet. Bei niederen Lebewesen mit wenig durchgeführter Arbeitsteilung ist beinahe jeder nicht zu kleine Abschnitt des Körpers zur Ausübung der zum Leben notwendigen Funktionen fähig. Man kann das Lebermoos Marchantia oder den Süßwasserpolypen Hydra in zahlreiche kleine Stücke zerschneiden, und jedes Stück vermag weiter zu leben, da es Teile der wenigen Organe des Körpers enthält. Wird aber eine Fichte durch Mäuse oder Engerlinge ihrer Wurzeln beraubt, oder werden ihr durch Raupen alle Nadeln abgefressen, so stirbt sie. Oder wird bei einem Hunde Lunge oder Darm durch Mikroorganismen geschädigt, wird das Herz verletzt oder die Niere durch Erkrankung arbeitsunfähig, so ist das ganze Tier dem Tode verfallen.

Ein jedes Lebewesen bildet eine Lebenseinheit, ein in sich abgeschlossenes einheitliches System. Die Verteilung der Arbeit auf verschiedene Organe eines Lebewesens kann nur dann zu einheitlichen Leistungen führen, wenn die Verrichtungen der Einzelorgane in geregelter Weise ineinander greifen. So ist denn die Leistung und damit die Größe des Organs durch seine Beziehungen zum Ganzen bestimmt; es besteht ein engster Zusammenhang zwischen den Teilen. Jedes Organ muß mit Rücksicht auf das Maß der Arbeit, die zur Erhaltung des Ganzen erforderlich ist, eine bestimmte Menge arbeitender Einheiten umfassen. Jede Arbeitsleistung der Muskeln erfordert gewisse Mengen Nährmaterial, stellt also entsprechende Anforderungen an die aufsaugende Tätigkeit des Darmes; sie produziert andrerseits bestimmte Massen von Stoffwechselprodukten, zu deren Entfernung die Nierentätigkeit hinreichen muß. Der Transport der Nährstoffe und Abfallstoffe, der durch den Blutkreislauf vermittelt wird, stellt wieder größere oder geringere Ansprüche an das Herz. So wird die Größe des Herzens durch die Größe der Arbeitsleistungen des Tieres bedingt: dies ist daher bei der schnellschwimmenden Forelle größer im Verhältnis zum Körpergewicht als bei dem trägen Karpfen. Wo neben der Bewegung die Wärmeproduktion eine Hauptleistung des Stoffwechsels ist, wie bei den warmblütigen Vögeln und Säugetieren, da wirkt auch der Betrag der Wärmeabgabe auf die Größe des Herzens ein. Ein kleineres Tier hat bei seiner verhältnismäßig größeren Oberfläche einen relativ größeren Wärmeverlust als ein größeres Tier derselben Art; daher ist bei ihm das Herz auch verhältnismäßig größer als bei diesem. So wiegt beim neugeborenen Kaninchen das Herz 5,9‰, beim ausgewachsenen dagegen nur 2,8‰ vom Körpergewicht.

Diese Beziehungen zwischen dem Maß der Leistung und damit auch der Größe der einzelnen Körperorgane, wie sie hier für die Körpermuskulatur, den Darm, die Nieren und das Herz der Wirbeltiere angedeutet wurden, sind aber nicht die einzigen. So bestehen auch Beziehungen zwischen der Form der Organe in Hinsicht aufeinander und auf die Körperform, da sie sich in den verfügbaren Raum teilen müssen. So werden bei den Säugern die Lungen, vornehmlich der linke Flügel, in ihrer Gestalt durch das dazwischen liegende Herz beeinflußt; bei den Schildkröten mit ihrer gedrungenen Körperform sind Lunge und Leber kurz und breit, bei den Schlangen dagegen sind beide lang und schmal. — Es besteht ein Wettbewerb um die verfügbaren Nahrungsstoffe derart, daß ein Mehrverbrauch eines Organes den anderen Organen abgezogen wird. Es bestehen Beziehungen im Chemismus der Organe: Körpersaft und Blut wirken auf sie alle ein, und wenn diese durch die Tätigkeit eines Organes in ihrer Beschaffenheit

geändert werden, so übt das auf alle anderen Organe einen Einfluß aus. So entfernt wahrscheinlich die Schilddrüse bei den Säugern Stoffe aus dem Blut, die auf das Gehirn schädlich einwirken, und eine Störung in der Tätigkeit dieser Drüse schädigt das Gehirn, ihre gänzliche Entfernung z. B. hat Kretinismus zur Folge. Es sind wahrscheinlich noch zahlreiche Zusammenhänge andrer Art, wodurch die Teile eines Organismus miteinander verbunden sind. Die Wechselbeziehungen zwischen den Teilen, die daraus entstehen, werden unter der Bezeichnung Korrelationen zusammengefaßt.

Cuvier, der zuerst auf diese korrelativen Beziehungen im Organismus hingewiesen hat, begriff darunter zwei wesentlich verschiedene Erscheinungen. Die Tatsache, daß alle Wiederkäuer zugleich Zweihufer sind, oder daß bei jedem Beuteltier außer dem Beutelknochen ein einwärts gebogener Fortsatz am Unterkiefer als charakteristisches Merkmal des Skeletts angetroffen wird, bezeichnete er ebenso als Korrelation wie die Beziehungen zwischen einem Fleischfressergebiß und verhältnismäßiger Kürze des Darmkanals oder zwischen einem Pflanzenfressergebiß und größerer Länge des Darms. Im ersteren Falle aber handelt es sich um ein Nebeneinander zweier Eigenschaften, die wahrscheinlich ohne notwendige Verknüpfung sind und nur deshalb immer gemeinsam wiederkehren, weil sie bei den Vorfahren der betreffenden Tiergruppe, bei den Ahnen der Wiederkäuer bzw. der Beuteltiere, zufällig nebeneinander vorhanden waren. Im letzteren Falle aber steht die geringere oder größere Länge des Darmkanals in naher Beziehung zur Form des Gebisses: beide werden durch die Beschaffenheit der Nahrung bedingt. Die Länge des Darmes ist nicht nur bei Säugern, sondern auch bei anderen Tieren von der Art der Nahrung abhängig: die von gemischter pflanzlicher und tierischer Kost lebende Kaulquappe hat einen langen, der fleischfressende Frosch dagegen einen kurzen Darm. Jenen Fall, wo ein für uns „zufälliges" Nebeneinander zweier Eigenschaften, z. B. zwei Paar Gliedmaßen und Wirbelsäule, infolge gemeinsamen Ursprungs in einer Reihe von Tieren stetig wiederkehrt, kann man morphologische Korrelation nennen. Davon läßt sich als physiologische oder funktionelle Korrelation der Fall unterscheiden, wo das gemeinschaftliche Auftreten bestimmter Eigenschaften durch den funktionellen Zusammenhang der Körperteile bedingt ist. Es wird nicht immer möglich sein, zu entscheiden, ob morphologische oder funktionelle Korrelation vorliegt; denn der innere Zusammenhang der Organe untereinander und ihre Abhängigkeit von den Lebensbedingungen sind uns noch zu wenig bekannt. — Hier sollen nur die funktionellen Korrelationen besprochen werden.

Eine sehr häufige und der Beobachtung leicht zugängliche Korrelation ist die zwischen den Geschlechtsorganen und den sogenannten sekundären Geschlechtsmerkmalen vieler männlichen Tiere. Das Auftreten des Kammes und der Sporen beim Hahn, des Geweihes beim Hirsche, des Bartes und der tiefen Stimme beim Manne wird durch die Anwesenheit der Hoden bedingt; werden diese vor Entwicklung jener Merkmale beseitigt, so kommt es nicht zur Ausbildung der letzteren, wie an Kapaunen, kastrierten Hirschen und Eunuchen ersichtlich ist. Das charakteristische Fleischfressergebiß der Raubsäugetiere und die verhältnismäßige Kürze ihres Darmes haben sich höchst wahrscheinlich auf Grund der Fleischnahrung ausgebildet — der genaue Nachweis ist hier nicht so leicht zu erbringen. Ganz rätselhaft ist uns aber der innere Zusammenhang in folgenden Fällen: schwarze Schweine sind in Virginia immun gegen eine Farbwurzel (Lachnanthes), die auf ihren Weiden wächst, während die weißen an deren Genuß zugrunde gehen; weiße männliche Katzen mit blauen Augen sind stets taub; Katzen mit gelb, weiß und schwarz geflecktem Fell sind stets weiblich.

Für bestimmte funktionelle Korrelationen jedoch läßt sich die Art des Zusammenhangs mit einiger Wahrscheinlichkeit erschließen. Es sind diejenigen, die man als quantitative Korrelationen oder als Kompensationen des Wachstums bezeichnet. Sie gründen sich auf den Wettbewerb bestimmter Organe um die verfügbare Nahrung. Bei der Nachtkerze (Oenothera biennis L.) und anderen Pflanzen mit reichblütigen Blütenständen kommen die zuletzt gebildeten Knospen am Ende des Blütenstandes gar nicht zur Entfaltung, außer wenn man die jungen Früchte rechtzeitig entfernt; es wird dann die sonst diesen zufließende Nahrung für sie verfügbar. In ähnlicher Weise erklärt sich wohl die Verschiedenheit der zweierlei Männchen eines Bockkäfers Acanthophorus confinis Lameere; die einen haben lange Oberkiefer und kurze Fühler, die anderen kürzere Oberkiefer und längere Fühler. Die Hühnerrassen, bei denen eine starke Federhaube ausgebildet ist, haben keinen Kamm. So wird auf einer Seite abgezogen, was auf der anderen zuviel verbraucht wird. Vielleicht ist es auch als Kompensation des Wachstums zu erklären, daß bei manchen Säugern mit besonders mächtigen Hintergliedmaßen die Vordergliedmaßen sehr klein bleiben, wie beim Känguruh und bei der Springmaus (Dipus). Viel fraglicher jedoch ist es, ob man die Beziehungen zwischen Gliedmaßengröße und Wirbelzahl bei manchen Tieren, die Goethe und Etienne Geoffroy St. Hilaire als Beispiel für Kompensation anführen, hierher rechnen darf: beim Frosch sind die Gliedmaßen groß bei geringer Wirbelzahl, der Salamander dagegen hat zahlreiche Wirbel und schwache Gliedmaßen — ähnlich hat die gliedmaßenlose Blindschleiche zahlreichere Wirbel als die Eidechse mit gutentwickelten Gliedmaßen. Ob hier wirklich ein Ausgleich in der Verwendung des Materials vorliegt, ist schwer zu entscheiden. Jedenfalls gibt es Ausnahmen von solchen scheinbaren Ausgleichungen: man vergleiche nur den Schwan und den Flamingo; jener hat kurze, dieser lange Beine, die Wirbelzahl aber ist auch bei letzterem eine große. Bei verschiedenen Tierarten braucht eben der verfügbare Stoff nicht gleich bemessen zu sein; so haben ja sicher die Schildkröten eine größere Stoffmasse für die Produktion von Knochen zur Verfügung als andere Reptilien. Mit Sicherheit kann man daher nur dort von Kompensation des Wachstums reden, wo verschiedene Ausbildung von Individuen der gleichen Art zur Vergleichung kommt.

D. Einteilung der Lebewesen.

1. Pflanze und Tier.

Die Gesamtheit der Lebewesen wird hergebrachterweise in Pflanzen und Tiere eingeteilt, und diese Einteilung hat ihre volle Berechtigung. Aber wenn es auch jedem klar ist, daß ein Moos und ein Eichbaum zu den Pflanzen, ein Käfer oder ein Pferd zu den Tieren gehören, so ist es doch schwer, ja unmöglich, Merkmale anzugeben, die einerseits für alle Pflanzen, andrerseits für alle Tiere zutreffen. Ebenso ist es unmöglich, die niedersten Pflanzen und die niedersten Tiere scharf zu trennen.

Eine alte Unterscheidung sagt: „plantae vivunt, animalia vivunt et sentiunt“ „die Pflanzen leben, die Tiere leben und sind reizbar“. Die Übersetzung von „sentiunt“ mit fühlen oder empfinden wäre falsch; denn auch für die Tiere können wir nicht aussagen, daß sie fühlen, sondern nur, daß durch Reize Bewegungen bei ihnen ausgelöst werden. Für die höheren Tiere ist es ja sehr wahrscheinlich, daß sie Gefühle und Empfin-

dungen von der Art derer des Menschen haben; aber je weiter wir in der Tierreihe hinabsteigen, um so geringer wird diese Analogie, und niemand wird einem Wurm, einer Qualle oder einem Schwamm Empfindung zugestehen wollen. Aber auch so ist die Unterscheidung nicht stichhaltig. Auch die Pflanzen antworten auf Reize mit Bewegungen, und wenn sich diese auch wegen ihrer Langsamkeit meist der unmittelbaren Beobachtung entziehen, so sind sie doch bei manchen so schnell und deutlich wie bei Tieren: die Mimose klappt auf verschiedene Reize ihre Fiederblättchen zusammen; die sogenannten Tentakel auf den Blättern des Sonnentaupflänzchens (Drosera) legen sich um auf Berührung mit Eiweißstoffen, die Staubblätter des Sauerdorns (Berberis) biegen sich auf mechanischen Reiz ein. Ja sogar besondere Organe für die Aufnahme der Reize, die man den Sinnesorganen der Tiere an die Seite stellen kann, scheinen nach neueren Untersuchungen bei den Pflanzen nicht zu fehlen. Man könnte freilich versuchen, einen Unterschied zwischen der Reizbarkeit der Pflanzen und derjenigen der Tiere darin zu finden, daß sie bei diesen an das Nervensystem geknüpft ist, das jenen fehlt. Aber auch für die einzelligen Tiere kommt ein Nervensystem nicht in Betracht, und es scheint auch bei den Schwämmen, die zweifellos zu den Tieren gehören, vollkommen zu fehlen.

Linné führt außer dem „Fühlen" noch die selbständige Bewegung als Kennzeichen der Tiere gegenüber den Pflanzen auf. Damit ist ein weitgehender Unterschied getroffen, wenn wir Bewegung als Ortsbewegung auffassen. Denn zu einfachen Veränderungen ihrer Haltung sind auch die Pflanzen befähigt: viele stellen ihre Blätter in bestimmte Richtung zur Sonne und senken sie beim Einbruch der Dunkelheit; die Blüten öffnen und schließen sich, Ranken und junge Triebe von Kletterpflanzen machen rotierende Bewegungen. Aktive Ortsbewegung dagegen ist bei Pflanzen sehr selten, und es war ganz folgerichtig, wenn Unger das Ausschlüpfen der frei beweglichen Schwärmer von Algen beschrieb unter der Überschrift „Die Pflanze im Moment der Tierwerdung" (Wien 1843). Aber es gibt eine Anzahl wirklich frei beweglicher Pflanzen, wie die Kieselpanzeralgen (Diatomeen), und auf der anderen Seite gibt es zahlreiche dauernd festsitzende Tiere, die nur in ihren Jugendzuständen freie Beweglichkeit besitzen, wie die Schar der Korallen und der Moostierchen (Bryozoën).

Als ein höchst charakteristisches Merkmal für Pflanzen muß der Besitz von Chlorophyll, dem grünen Farbstoff der Blätter gelten, der imstande ist zu assimilieren, d. h. die Kohlensäure unter dem Einfluß des Sonnenlichtes zu zerlegen und ihren Kohlenstoff, zusammen mit den Elementen des Wassers, zum Aufbau von organischen Verbindungen, zunächst von Stärke und anderen Kohlenhydraten zu verwerten. Auch in den rotbraunen Blättern z. B. der Blutbuchen, in den roten Meeresalgen oder in den braunen Diatomeen ist Chlorophyll enthalten, nur durch andere Farbstoffe verdeckt. Es gibt zwar Tiere, in denen ebenfalls Chlorophyll in Gestalt von grünen Körperchen gefunden wird, wie der grüne Süßwasserpolyp (Hydra viridis L.), einige kleine Strudelwürmer (Mesostomum viridatum O. Schm., Vortex viridis M. Schultze), der Sternwurm Bonellia viridis Rol., eine Anzahl Wimperinfusorien wie Stentor polymorphus Ehrbg., Paramaecium bursaria Ehrbg. u. a. Aber in allen diesen Fällen ist der Nachweis erbracht, daß die grünen Körper winzige Algen sind, die in den Zellen des Tierkörpers leben. Daß es aber doch Tiere gibt, die mittels eines an ihr eigenes Körperplasma gebundenen Chlorophylls zu assimilieren imstande sind, hat Engelmann durch seine Beobachtungen an einem Wimperinfusor, einer diffus grünen Vorticelle, nachgewiesen. Dagegen fehlt das Chlorophyll manchen Pflanzen, die als Schmarotzer oder Moderpflanzen organische Stoffe

als Nahrung aufnehmen, wie den Pilzen, manchen Orchideen und dem Fichtenspargel (Monotropa hypopitys L.); diese sind aber durch ihre Organisation sicher als Pflanzen gekennzeichnet. Ja bei den Geißelinfusorien findet sich oft trotz des Vorhandenseins von Chlorophyll eine Einfuhröffnung für geformte Nährstoffe, und durch die letzte Ernährungsart kann hier die Assimilation durch Chlorophyll sogar ganz überflüssig gemacht werden. Daher finden wir in dieser Ordnung manche Gattungen, die das Chlorophyll ganz vermissen lassen; in anderen Gattungen kommen neben chlorophyllhaltigen, assimilierenden Arten einzelne chlorophyllfreie, fressende Arten vor, wie Chlamydomonas hyalina und Synura putrida.

Was die vielzelligen Lebewesen angeht, so ist jetzt nirgends ein Zweifel, ob man es mit einem Tier oder einer Pflanze zu tun hat. Unter den Einzelligen dagegen läßt sich eine scharfe Grenze nicht ziehen. Es hat auch keinen Zweck, darüber zu streiten, ob die Grenzlinie hier oder da zu ziehen sei; gerade das Nichtvorhandensein einer Grenze ist lehrreich: es weist darauf hin, daß Pflanzen- und Tierreich an ihrer Wurzel verschmelzen.

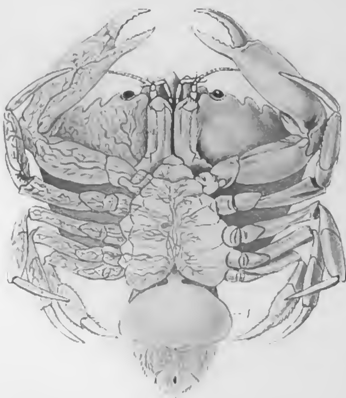


Abb. 16. Sacculina carcini Thomps., ein parasitischer Rankenfüßler, an einer Krabbe (Carcinus maenas Leach). Von dem sackförmigen Körper des Schmarotzers (I), der dem Hinterleib der Krabbe außen ansitzt, gehen wurzelartige Ausläufer in den Körper der Krabbe, die in der linken Hälfte der Abbildung gezeichnet sind.
Vergr. 1½fach. Nach Leuckart-Nitsches Wandtafel.

Dagegen ist es sehr lehrreich für das Verständnis der Form und Organisation von Pflanzen und Tieren, die Unterschiede zwischen beiden, und zwar zwischen den höheren Vertretern beider Reiche, einer genaueren Betrachtung zu unterziehen. Diese Unterschiede beruhen in letzter Linie auf der Art der Ernährung. Die Pflanze schafft organische Substanz aus unorganischer: sie nimmt Kohlensäure aus der Luft, Wasser mit darin gelösten stickstoffhaltigen und anderen Salzen aus dem Boden auf und baut daraus, unter Vermittlung des Blattgrüns im Sonnenlichte, Stärke und weiterhin Eiweißstoffe auf; dabei wird Sauerstoff frei. Das Tier jedoch ist für seine Ernährung, außer auf Sauerstoff und Wasser, auf organische Nahrung angewiesen; solche aus anorganischen Verbindungen selbst aufzubauen, vermag es nicht.

Daraus erklärt sich die Gegensätzlichkeit in der Organisation von Pflanze und Tier. Die Pflanze findet ihre Nährstoffe überall in der Luft und im Boden dort, wo genügend Feuchtigkeit und die entsprechenden Salze vorhanden sind. Sie kann der Ortsbewegung entbehren und muß nur genügend große Flächen haben, um die ihrem Bedürfnisse entsprechende Masse von Nährstoffen durch Osmose in sich aufzunehmen. Diese Flächen entwickelt sie nach außen, in der Luft die Blätter, im Boden die Wurzeln. — Ganz anders sind die Bedingungen, unter denen das Tier seine Nahrung findet. Sauerstoff ist ihm überall zugänglich, in der Atmosphäre unmittelbar, im Wasser in gelöstem Zustande. An der Atmung beteiligt sich daher bei Wassertieren oft die ganze Oberfläche,

und es werden hier, wo ein Vertrocknen ausgeschlossen ist, auch große Oberflächen nach außen entwickelt, die Kiemen, um eine möglichst große Berührungsfläche mit dem sauerstoffhaltigen Wasser zu schaffen. Bei Landtieren dagegen sind wegen der Gefahr des Vertrocknens die Atmungsflächen vorwiegend oder ganz im Innern des Körpers entwickelt, teils als Lungen, teils als Luftröhren. Die organische Nahrung dagegen ist in flüssigem, aufsaugbarem Zustande nur in Lebewesen enthalten. Tiere, die als Schmarotzer andere Tierkörper bewohnen, haben daher die Möglichkeit, die flüssigen, organischen Stoffe durch ihre ganze Oberfläche aufzusaugen, und manche tun dies in der Tat, wie die Bandwürmer oder der parasitische Krebs Sacculina (Abb. 16); dann ist ihre äußere Oberfläche zu diesem Behuf vergrößert, beim Bandwurm durch Abplattung, bei Sacculina durch Verzweigungen der wurzelförmigen Ausläufer, die den ganzen Körper des Wirtstieres durchziehen. In der Regel aber müssen die Tiere ihre organische Nahrung erst für die Aufsaugung vorbereiten. Das kann im allgemeinen erst geschehen, nachdem sie sie in das Innere ihres Körpers aufgenommen haben; daher sind bei den Tieren die osmotisch wirksamen Flächen für die Aufsaugung der Nahrung im Innern ausgebildet: die Wandungen des Darmkanals. Das Tier findet aber diese organische Nahrung nicht überall; es muß sie aufsuchen und bedarf dazu der freien Bewegung und einer erhöhten Reizbarkeit. Nur bei wasserbewohnenden Tieren ist es möglich, daß Strömungen, die sie durch Strudeln im Wasser erzeugen, ihnen lebende oder tote organische Nahrung in genügender Menge zuführen. Daher finden wir, von Schmarotzern abgesehen, im Wasser, und nur hier, dauernd festsitzende und wenig bewegliche Tiere in großer Anzahl; z. B. die Polypenformen der Coelenteraten, die Schwämme, die Moostierchen und Brachiopoden, viele Würmer und Muscheln. Die meisten Wassertiere aber und alle Landtiere sind frei beweglich und würden in ihrer Beweglichkeit durch bedeutendere Ausdehnung ihrer äußeren Oberfläche nur behindert werden. So sind denn bei ihnen auch die Oberflächen für die vegetativen Funktionen, für die Atmung meist und für die Exkretion stets, in das Körperinnere verlegt.

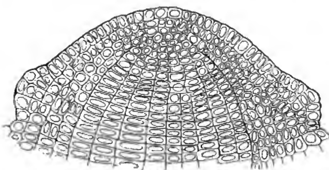


Abb. 17. Vegetationspunkt einer Winterknospe der Edeltanne im Medianschnitt, vergrößert. Nach Sachs.

Die innere Entfaltung der Flächen für den Stoffwechsel bedingt aber eine ganz andre Körperanlage als deren Entfaltung nach außen. Die Pflanzen haben von vornherein kompakte Organe; ihr Grundgewebe ist das Parenchym mit polyedrisch aneinander abgeflachten Zellen, wie wir es überall in den Embryonen und den Vegetationspunkten in typischer Ausbildung kennen (Abb. 17); aus dem Parenchym gehen die andren Gewebe hervor. Die Tiere aber haben ursprünglich durchaus flächenhaft ausgebreitete Grundgewebe, Epithelien. Bei den niedersten vielzelligen Tieren, den Coelenteraten, z. B. unserem Süßwasserpolypen Hydra (Abb. 18) beharren alle Organe des Körpers zeitlebens auf der Stufe des Epithelgewebes. Bei den höheren Tieren (vgl. Abb. 19) treten in der ersten Entwicklung ebenfalls nur Epithelien auf, die sogenannten Keimblätter, und die massigen Gewebe, die im ausgebildeten Zustande bei ihnen vorkommen, leiten sich ebenfalls von epithelischen Bildungen ab, z. B. die Muskulatur der Wirbeltiere.

Die beständige Ausgabe von Energie durch mehr oder weniger lebhafte Bewegungen verzehrt bei den Tieren eine Menge von Stoffen, die bei den Pflanzen zum weiteren Wachstum verwendet werden können. Kleine Tiere haben bei ähnlicher Gestalt eine im Verhältnis zu ihrer Masse größere äußere und innere Oberfläche als große Tiere. Diese wichtige Tatsache leuchtet unmittelbar ein bei der Betrachtung dreier Würfel, deren Seitenlänge 1, 2 und 3 cm betragen möge. Der erste davon hat eine Oberfläche von 6 Quadratzentimeter, einen Inhalt von 1 Kubikzentimeter; die Oberfläche des zweiten beträgt 24 cm^2, sein Inhalt 8 cm^3, beim dritten sind die betreffenden Werte 54 cm^2 und 27 cm^3. Während also die Seiten sich 1 : 2 : 3 verhalten, ist das Verhältnis der Oberflächen 1 : 4 : 9, und das der Inhalte 1 : 8 : 27. Die Oberfläche wächst also im Verhältnis der Quadrate, der Inhalt und somit auch die Masse im Verhältnis der Kuben der entsprechenden Längenmaße; oder auf 1 cm^3 Inhalt kommt im ersten Falle 6 cm^2, im zweiten nur 3, im dritten nur 2 cm^2 Oberfläche. Wie ein Würfel, wo diese Verhältnisse am leichtesten zu übersehen sind, verhalten sich auch andersgestaltige Körper, die einander (geometrisch) ähnlich sind. Bei kleinen Tieren sind daher die nahrungaufsaugenden Flächen, im besonderen die Oberfläche des Darmkanals, im Verhältnis zur Körpermasse größer als bei ähnlichen größeren Tieren, also bei den Jungen größer als bei den Ausgewachsenen. Da bei genügend vorhandenem Futter — natürlich von gleicher Beschaffenheit — die Masse der aufgesaugten Nährstoffe der Ausdehnung der aufsaugenden Oberfläche entspricht, so sind die jungen Tiere bezüglich der Ernährung günstiger gestellt als die erwachsenen. Auf die Masseneinheit des Körpers kommt bei ihnen mehr Nahrung; sie nehmen mehr auf als sie verbrauchen und erübrigen damit einen Stoffüberschuß für das Wachstum. Dieser Stoffüberschuß wird bei weiterer Größenzunahme immer geringer, da die verhältnismäßige Größe der Darmoberfläche ständig abnimmt, und schließlich tritt Gleichgewicht ein, derart, daß die aufgenommene Nahrung nur noch zur Bestreitung der Ausgaben für die Bewegung, die Reizvorgänge u. dgl. ausreicht. Dann hört das Wachstum auf, das Tier ist „ausgewachsen". Bei der Pflanze aber sind die Ausgaben für aktive Bewegungen und für Reizvorgänge überaus gering im Vergleich mit dem Tiere, und der Wachstumsüberschuß wird durch die Ausgaben nicht wettgemacht. Sie ist, soweit nicht Jahreszeit und Samenproduktion ihrem Wachstum ein Ende setzt, in ihrer Größenzunahme viel weniger beschränkt: sie wächst viel länger als das Tier und erreicht daher oft so viel bedeutendere Ausmaße; selbst die Riesen der Tierwelt, wie Elefanten und Wale, sind

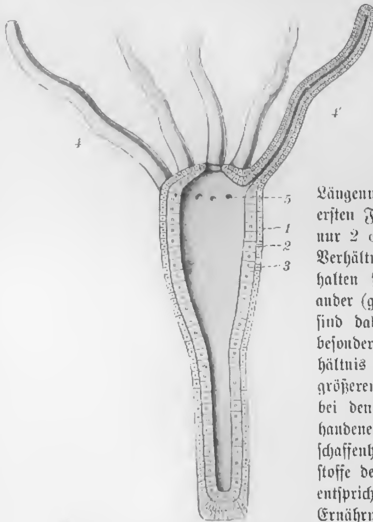


Abb. 18. Schema eines der Länge nach aufgeschnittenen Süßwasserpolypen (Hydra). 1 Äußeres Keimblatt, 2 Stützlamelle, 3 inneres Keimblatt, 4 Arm, 4' ein solcher der Länge nach aufgeschnitten, 5 Fortsetzung des Darmraums in den Arm.

klein gegenüber den oft über 100 m hohen Eukalyptusbäumen Australiens und den Mammutbäumen (Wellingtonia gigantea Lindl.) Kaliforniens.

So stehen die Hauptunterschiede zwischen den höheren Pflanzen und Tieren im Zusammenhang mit der Verschiedenheit ihrer Ernährungsverhältnisse. In der Aufnahme anorganischer Nahrung und in der dadurch ermöglichten Bewegungslosigkeit läßt sich, wie Leuckart sagt, das ganze Bild des pflanzlichen Organismus zusammenfassen; die Tiere dagegen sind bewegliche Organismen, die ihre Nahrung dem organischen Reiche entnehmen. Sie haben sich wahrscheinlich beide aus ursprünglich beweglichen Formen entwickelt, die Chorophyll enthielten. Bei den Pflanzen ist Bewegungsfähigkeit und Reizbarkeit in den Hintergrund getreten, da sie für den Nahrungserwerb eine viel geringere Rolle spielten. Bei Tieren ist die Assimilation durch Chlorophyll verschwunden gegenüber der Möglichkeit, organische Nahrung aufzunehmen — und dadurch wurden zugleich dem Tierleben Bezirke erschlossen, die dem Pflanzenleben wegen Mangels an Licht verschlossen waren, wie die größeren Wassertiefen. Dafür mußten sich aber Bewegung und Reizbarkeit in viel höherem Grade entwickeln, so daß sie der tierischen Organisation ihren Stempel deutlich aufdrückten.

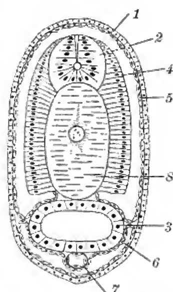


Abb. 19. Querschnitt durch die Körpermitte einer jungen Larve von Amphioxus.
1 Körperepithel, 2 Rückenmarksrohr, 3 Darmepithel, 4 Anlage der Muskulatur, 5 Anlage der Cutis, 6 Epithelauskleidung der Leibeshöhle, 7 Blutgefäß, 8 Chorda. 1 u. 2 stammen vom äußeren, 3 u. 8 vom inneren, 4—7 vom mittleren Keimblatt.
Nach Hatschek.

2. Die Unterscheidung der Arten.

Das Pflanzen- und Tierreich treten uns entgegen in Gestalt unzähliger Individuen von sehr verschiedenem Aussehen. Die Beobachtung zeigt uns, daß bei der Vermehrung der Lebewesen von einem Individuum immer wieder Formen mit den gleichen Merkmalen wie das Elternwesen abstammen, und so fassen wir auch solche untereinander ähnliche Formen zu einer Einheit zusammen. Es ist dieselbe Weise der Zusammenordnung, der die sprachlichen Bezeichnungen ihren Ursprung verdanken; der Naturforscher unterscheidet die Objekte seiner Beobachtung in gleicher Weise wie das Volk die ihm nahestehenden Lebewesen, etwa Rose, Linde, Regenwurm, Karpfen, Pferd. Die Gesamtheit derjenigen Lebewesen, die in wesentlichen Eigenschaften untereinander übereinstimmen, nennt er Art.

Die Zusammenordnung ähnlicher Arten zu höheren Einheiten ist ebenfalls eine Abstraktion, die schon die naive Naturbetrachtung übt, wenn sie von Bäumen, Sträuchern, Würmern, Fledermäusen spricht. Aber sie erfordert mehr Vertiefung. Sie legt nicht den Hauptwert auf unterscheidende Merkmale, sondern sie betrachtet die gemeinsamen Kennzeichen unterschiedener Gruppen und verlangt daher eine eingehendere Beobachtung der Eigentümlichkeiten. So ist denn auch diese einigende und ordnende Tätigkeit in der naiven Naturbetrachtung nur viel unvollkommener zu finden.

Die Pflanzen- und Tierkunde hat von den ersten Zeiten des wiedererwachenden Interesses für Naturbeobachtung sich zunächst damit beschäftigt, ein System der Lebewesen aufzustellen, um damit Ordnung in das unendliche Chaos der Formen zu bringen. Nachdem schon andere vorgearbeitet hatten — es seien nur der Italiener Andreas Caesalpinus (1519—1603) und der Engländer John Ray (1628—1707) genannt — war es der Schwede Karl Linné (1707—1778), der, mit einem feinen Sinn für die Formen

der Lebewesen ausgestattet, einerseits die Arten der Pflanzen und Tiere scharf umgrenzte, andererseits sie zu höheren Gruppen vereinigte und so die Grundlage für eine wissenschaftliche Systematik schuf. Zahlreiche Forscher haben seitdem an diesem Baue weitergearbeitet und das System mehr und mehr verbessert und vertieft. Je mehr die Kenntnis der Lebewesen nach ihrem Bau und ihrer Entwicklung zunahm, um so sicherer konnten ihre Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten abgewogen werden; so bietet das jeweils angenommene System, wenn auch nicht ohne Einschränkungen, einen Maßstab für den Stand des Wissens in der Pflanzen- und Tierkunde.

Die systematische Einheit für die Anordnung der Lebewesen ist die Art oder Spezies; mehrere Arten mit ähnlichen Eigenschaften bilden eine Gattung. Dementsprechend wird seit Linné ein Lebewesen wissenschaftlich mit zwei lateinischen oder latinisierten Namen bezeichnet, deren einer, der Gattungsname, allen Arten der Gattung gemeinsam ist, während der andere, der Artname, die Art von den verwandten Arten unterscheidet. So gehören Wolf und Fuchs beide zur Gattung Canis; jener hat den wissenschaftlichen Namen Canis lupus, dieser Canis vulpes. Zur vollständigen Benennung gehört allerdings noch der Name des Forschers, von dem die Benennung und Beschreibung der Art stammt; da von verschiedenen Autoren zuweilen die gleiche Art unter verschiedenem Namen, oder verschiedene Arten unter dem gleichen Namen beschrieben sind, kann nur auf diese Weise einer Verwirrung vorgebeugt werden. So ist mit dem Linnéschen Namen Carabus granulatus von Fabricius ein anderer als der von Linné gemeinte Käfer beschrieben, und dieser unter dem Namen C. cancellatus aufgeführt. Illiger, der dieses Mißverständnis erkannte, mußte daher die Fabriciussche Art C. granulatus umtaufen und gab ihr den Namen C. cancellatus; somit entspricht den Namen C. granulatus L. und C. cancellatus Fab. einerseits und C. granulatus Fab. und C. cancellatus Ill. andererseits je die gleiche Art; die Namen sind synonym.

Mehrere ähnliche Gattungen bilden eine Familie, z. B. die Gattungen Canis und Otocyon die Familie der Canidae, und mehrere Familien, die einander nahestehen, werden zu einer Ordnung vereinigt, in unserem Beispiel die Canidae mit den Felidae, Ursidae, Mustelidae zur Ordnung der Raubtiere, Carnivora. Die Ordnungen mit gemeinsamen Eigentümlichkeiten bilden zusammen eine Klasse, also die Raubtiere (Carnivora) mit den Insektenfressern (Insectivora), Nagern (Rodentia), Beuteltieren (Marsupialia) u. a. die Klasse der Säugetiere (Mammalia). Die Klassen werden nach ihrer Ähnlichkeit zu Stämmen vereinigt, so die Säugetiere, Vögel, Reptilien, Amphibien und Fische zum Stamm der Wirbeltiere. Je enger die systematische Kategorie ist, zu der zwei Arten in gleicher Weise gehören, desto mehr gemeinsame Eigentümlichkeiten haben sie.

Die Grundlage für die ganze Systematik ist die Unterscheidung der Arten. Diese Einheit ist durch die Gleichheit zwischen den Eltern und ihren Nachkommen am unmittelbarsten gegeben; sie hat daher auch von jeher das meiste Interesse gefunden. Linné glaubte, daß die Arten feststehende, unveränderliche Größen seien, die von Anfang an gegeben waren: „wir zählen so viele Arten, als ursprünglich verschiedene Formen geschaffen sind", sagt er in seiner „Philosophia botanica" (§ 157). In der Unterscheidung der Arten aber folgte er keinen bestimmt formulierten Grundsätzen, sondern lediglich seinem persönlichen Gutdünken. Der willkürlichen Entscheidung der Untersucher ist es auch fürderhin anheimgestellt geblieben, ob zwei Formen mit einem gewissen Betrag von Verschiedenheit noch zur selben Art gestellt oder als verschiedene Arten voneinander ge-

trennt werden sollten. Die Aufstellung einer bestimmten Definition dessen, was als Art aufzufassen sei, wurde zwar wiederholt versucht; aber das willkürliche Element ließ sich nicht ausschalten. So ist es z. B. auch mit der Definition, die Cuvier gab: „Die Art ist der Inbegriff aller Individuen, die die wesentlichsten Eigenschaften gemeinsam haben, voneinander abstammen und fruchtbare Nachkommen erzeugen.“ Welche Eigenschaften wesentlich sind, kann nur durch das Ermessen des Untersuchers bestimmt werden; die beiden anderen Erfordernisse entziehen sich in den meisten praktischen Fällen einer Prüfung vollkommen.

Wären die Arten unveränderlich, wären alle Individuen einer Art wenigstens in bestimmten, streng meßbaren und zahlenmäßig feststellbaren Merkmalen einander gleich, wie das bei Kristallen ist, und wären die einzelnen Arten durch einen bestimmten Betrag von Verschiedenheit voneinander getrennt, dann könnten keine Zweifel in bezug auf die Umgrenzung der Arten bestehen. Da dies alles nicht der Fall ist, hat die praktische

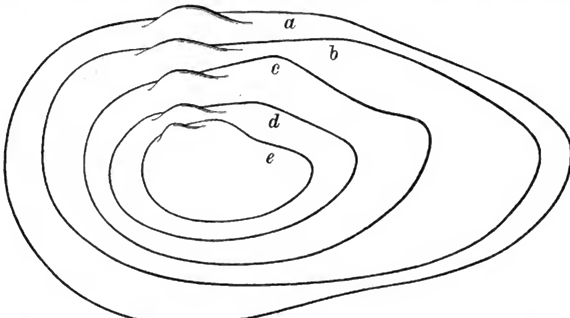


Abb. 20. Umrisse der normalen Altersformen der fünf Formenkreise der Teichmuschel (Anodonta cygnea L.) *a* Cygnea-Typus, *b* var. cellensis, *c* var. piscinalis, *d* var. anatina, *e* var. lacustrina. Etwa $^{3}/_{4}$ natürlicher Größe. Nach Buchner.

Anwendung des Artbegriffs häufig zu Schwierigkeiten geführt, und diese zeigen sich am deutlichsten in der verschiedenen Beurteilung, die die gleiche Gruppe durch mehrere sorgfältige Bearbeiter erfährt. Die in Deutschland vorkommenden Habichtskräuter (Hieracium) unterschied Koch in 52, Fries in 106, Nägeli in über 300 Arten. Die Bienengattung Sphecodes teilt Sichel in 3, Förster in 150, v. Hagen in 26 Arten. Unsere Teichmuscheln (Anodonta) wurden von Küster und Held in 26 Arten gesondert, deren eine wieder in 11 Varietäten zerfällt; Roßmäßler, Kobelt u. a. unterscheiden nur 6 bis 8 Arten; neuere französische Autoren wollten fast 400 Arten daraus machen; Lea und einige Engländer faßten sämtliche Formen zu einer einzigen Art zusammen, und Clessin endlich hat neuerdings nach anatomischen Kennzeichen des Weichkörpers zwei Arten getrennt, die am besten Anodonta cygnea L. und An. complanata Zgl. benannt werden.

Die große Abweichung gründet sich in diesem Falle auf die ungemeine Veränderlichkeit der Anodonta cygnea L., sowohl nach Umriß (Abb. 20) als auch nach Größe, Dickschaligkeit und Farbe der Schalenoberfläche und des Perlmutters. In ganz nahe

benachbarten Gewässern können die Muscheln ganz verschieden sein, ja sogar im gleichen Teiche können an verschiedenen Stellen ungleiche Formen vorkommen. So kennen wir eine große Menge von Formen, die sich um einzelne Zentren (man zählt etwa fünf) gruppieren lassen; alle die so sehr abweichenden Formen sind durch Übergänge miteinander verbunden. Durch Übertragung von Muscheln an einen anderen Wohnplatz ist außerdem experimentell bewiesen, daß eine Umbildung einer Form in eine andere stattfinden kann; die Beschaffenheit der Schale hängt von äußeren Umständen ab, von der erdigen, schlammigen oder humusreichen Zusammensetzung des Untergrundes und von der Beschaffenheit des Wassers. Wollte man die Formenreihen in einzelne Arten trennen, so wäre die Stelle, an der die Trennung vorgenommen wird, vollkommen willkürlich, und ebenso die Zahl der Schnitte, die man führen würde. Der einzige Ausweg ist, alle diese Formen zu einer Art zu rechnen; innerhalb dieses Gebietes kann man dann die Hauptformen als Varietäten auffassen. Eine gemeinsame Beschreibung des ganzen Formenkreises läßt sich aber unmöglich geben.

Zu einer Art gehören also außer den Exemplaren, die der Artbeschreibung entsprechen, noch alle davon abweichenden Stücke, die mit jenen durch Zwischenformen so innig verbunden sind, daß sie sich nicht scharf davon trennen lassen (Döderlein).



Abb. 21. Waldnesselfalter (Vanessa levana L.). A Frühjahrsform, deren Puppen überwintern. B Sommerform (var. prorsa L.), die sich aus den Eiern der vorigen entwickelt.

Es gibt auch Fälle, wo man verschiedene Formen zu einer Art rechnen muß, die nicht durch Übergänge verbunden sind, nämlich dann, wenn sie trotz der Formverschiedenheit in genetischem Zusammenhange stehen, d. h. voneinander abstammen, mit den Worten der Cuvierschen Artdefinition. Das gilt zunächst für alle Entwicklungsstufen eines Lebewesens. Die kiemenatmenden Axolotl hatte man als besondere Art (Siredon pisciformis) angesehen, um so mehr da sie in diesem Zustand geschlechtsreif werden; man machte jedoch die Erfahrung, daß ihre Nachkommen unter gewissen Bedingungen eine Metamorphose wie die Larven des Feuersalamanders durchmachen, die Kiemen verlieren und anstatt ihres Ruderschwanzes einen drehrunden Schwanz bekommen können; sie gleichen dann einem mexikanischen Molch, der den Namen Amblystoma mexicanum Cope trägt; zu dieser Art ist daher auch der Axolotl zu rechnen, und sein früherer Artname ist eingezogen. Ebenso gehören die verschieden gestalteten Geschlechter zusammen: Linné hatte z. B. Männchen und Weibchen des bei uns vorkommenden Bockkäfers Leptura rubra L. für zwei verschiedene Arten angesehen und das rote Weibchen L. rubra, das gelbbraune, kleinere Männchen L. testacea benannt; sie mußten natürlich vereinigt werden, als man erkannte, daß ihre Verschiedenheit lediglich Geschlechtsunterschied sei. Zwei kleine Schmetterlinge unserer Wälder, Vanessa levana L. und V. prorsa L. (Abb. 21), von denen der eine im Frühjahr, der andere im Spätsommer fliegt, hat man früher, entsprechend ihrer verschiedenen Erscheinung, als verschiedene Arten aufgefaßt; jetzt aber weiß man, daß die Puppe, aus der V. levana schlüpft, überwintert, während sich V. prorsa im Hochsommer entwickelt und daß unter dem Einfluß der Temperaturverhältnisse während der Puppenzeit, aus den Eiern von V. levana L. sich V. prorsa L. entwickelt, aus den Eiern von V. prorsa L. aber V. levana L.; sie gehören also zur gleichen Art. Aber es gibt Fälle,

wo die Angehörigen derselben Art noch verschiedener gestaltet sind. Aus den Eiern der Randquallen (Hydromedusen) entwickeln sich meist festsitzende polypenartige Wesen; diese bringen keine Geschlechtsprodukte hervor, sondern auf ungeschlechtlichem Wege, durch Knospung, entstehen an ihnen wieder Quallen, die sich, wenn sie erwachsen sind, loslösen, frei umherschwimmen und geschlechtsreif werden (Abb. 22). Polyp und Qualle sind dann natürlich Vertreter derselben Art.

Wenn in diesen Fällen genügende Kenntnis des Lebenszyklus mit Sicherheit zu der Erkenntnis führt, daß die betreffenden Lebewesen zur gleichen Art gehören, so gibt es doch noch andere, wo es wiederum dem willkürlichen Ermessen anheimgestellt bleibt, ob zwei Formen zu einer Art vereinigt werden sollen oder nicht: das sind die sogenannten geographischen Varietäten. Der Löwe z. B. variiert nicht unbedeutend in Größe, Ausbildung der Mähne und Färbung. Der kleine asiatische Löwe mit spärlicher Mähne ist von den afrikanischen Formen auffällig verschieden, und bei diesen sind wieder Berberlöwe, Senegallöwe und Kaplöwe deutlich zu unterscheiden, ohne daß allmähliche Übergänge alle diese Formen verbinden. Trotzdem werden sie, wegen ihrer allgemeinen Ähnlichkeit, meist zur gleichen Art gerechnet und höchstens als Unterarten geschieden.



Abb. 22. Syncoryne fruticosa Allm. A Polypenstöckchen; B Medusengeneration. 1 Polyp mit Tentakeln (2) und verschieden weit entwickelten Medusenknospen (3). Nach Allman

Die systematische Unterscheidung der Arten geschieht im allgemeinen nach äußeren, mehr oder weniger leicht sichtbaren Merkmalen. Aber dies sind nicht die einzigen Unterschiede. Die **Sonderstellung der Art** erstreckt sich bis auf die feinsten Einzelheiten des morphologischen und physiologischen Verhaltens der Lebewesen.

Wie der Organismus aus Zellen aufgebaut ist, so sind es auch die Zellen, die an der Verschiedenheit seiner Erscheinung aufs engste beteiligt sind. So ist die Zahl der Zellen, die ein Lebewesen im erwachsenen Zustande zusammensetzen, für jede Art bestimmt und wechselt innerhalb gewisser Grenzen. Die Gesamtzahl der Zellen für einen vielzelligen Organismus festzustellen ist zwar eine Arbeit, die noch niemand unternommen hat. Wohl aber kann man das für einzelne Organe annäherungsweise tun. Wie kon-

stant solche Zellenzahlen sein können, zeigen einige Zählungen: Nach Apáthy enthält ein Bauchganglion des Blutegels, einerlei ob es ein junges oder ein altes Tier ist, gegen 380 Ganglienzellen, jedenfalls nie mehr als 400 und nie weniger als 350; das Nervensystem des Spulwurms (Ascaris lumbricoides L.) besteht nach Goldschmidt stets aus 162 Ganglienzellen. Die Linse des Wirbeltierauges z. B. besteht aus radiär gestellten Lamellen, die je aus einer Reihe umgewandelter, faserförmiger Zellen zusammengesetzt sind. Diese Lamellen wenigstens sind gezählt, und es ist anzunehmen, daß die Gesamtzahl der Zellen bei der gleichen Tierart der Lamellenzahl proportional ist, also in gleicher Weise variiert wie diese. Die Lamellenzahl ist für die einzelnen Tierarten charakteristisch. Beim Wassermolch Triton z. B. beträgt sie 98—103, beim Salamander 216—224, bei der Eidechse 114—128, bei der Blindschleiche 93—102, beim Eichhörnchen 1286—1332, beim Schwein 2503—2722, bei der Katze 3411—3623. Die rechte und linke Linse eines und desselben Tieres weichen viel weniger in der Lamellenzahl voneinander ab; es wurden bei einem Meerschweinchen in der einen Linse 1131, in der anderen 1223 Lamellen gezählt, bei einem Kaninchen 2561 und 2569, bei einer Katze sogar beiderseits genau 3411.

Auch die Zellgröße ist für jede Art eine bestimmte, wobei natürlich die gleiche Zellart zum Vergleich herangezogen werden muß. Am deutlichsten ist das bei den roten Blutkörperchen der Wirbeltiere. Von den kreisrunden Blutkörperchen der Säugetiere beträgt der Durchmesser beim Elefanten 9,4 μ [1]), beim Menschen 7,7 μ, beim Hund 7,3 μ, beim Kaninchen 6,9 μ, beim Schaf 5,0 μ, bei der Ziege 4,1 μ, beim Moschustier 2,5 μ. Länglich elliptisch sind die Blutkörperchen bei den übrigen Wirbeltieren und unter den Säugetieren bei den Cameliden, und zwar messen sie beim Lama 4 × 8 μ, bei der Taube 6,5 × 14,7 μ, beim Frosch 15,7 × 22,3 μ, beim Wassermolch 19,5 × 29,3 μ und beim Grottenolm (Proteus) 35 × 58 μ. Auch die Form besonders gestalteter Zellen ist für die Art charakteristisch, so bis zu einem gewissen Grade bei den Blutkörperchen, vor allem aber bei den Spermatozoën, den Samenfäden. Jede Tierart hat ganz bestimmt gestaltete Samenfäden; bei verwandten Formen sind sie einander ähnlich, bei ferner stehenden weichen sie stärker ab. Von der Mannigfaltigkeit der Formen, die dadurch zustande kommt, gibt die Abb. 23 eine kleine Auswahl. Man beachte dabei die Ähnlichkeit der Spermatozoën bei den beiden Meeresringelwürmern (A, B), bei den beiden Muscheln (G, H), den Aszidien (I, K), bei den Krebsen (U, V) und bei den Singvögeln (O—T), wobei doch jeder Form ihre Besonderheiten zukommen.

Ja sogar im feineren Aufbau der Zelle sind artliche Unterschiede vorhanden, die sich unter gewissen Verhältnissen mit besonderer Deutlichkeit zeigen. Wenn nämlich eine Zelle sich zur Teilung anschickt, so ordnet sich in ihrem Kern das Chromatin zu bestimmten Portionen, den Chromosomen, zusammen. Die Zahl dieser Chromosomen ist in allen Körperzellen einer Tierart gleich, bei verwandten Arten jedoch oft verschieden. So haben die Zellen der Meerzwiebel (Scilla) 16 Chromosomen, die der Lilie, die zur gleichen Unterfamilie gehört, deren 24. Unter den Hydromedusen hat Aequorea 12, Tiara 28 Chromosomen; die Chromosomenzahlen bei zwei Seeigeln betragen 18 (Echinus) und 36 (Toxopneustes), bei zwei naheverwandten Krebsen 24 (Branchipus) und 168 (Artemia), bei einigen Aszidien 4 (Styelopsis), 16 (Phallusia) und 18 (Ascidia); die Ratte hat 16, die Maus 24 Chromosomen.

1) 1 μ (Mikromillimeter) = 0,001 mm.

Auch der **Chemismus** verschiedener Lebewesen ist verschieden, und wo unsere Erkennungsmittel ausreichen, lassen sich sogar zwischen verwandten Arten chemische Verschiedenheiten nachweisen. Die chemische Kenntnis der lebenden Substanz ist freilich noch nicht so weit fortgeschritten, daß sich die Verschiedenheit des Protoplasmas zweier Arten



Abb. 23. Spermatozoën verschiedener Tiere.

A—*C* von Ringelwürmern (*A* Nephthys, *B* Glycinde, *C* Allolobophora); *D*—*F* von Schnecken (*D* Haliotis, *E* Littorina, *F* Aeolis); *G* u. *H* von Muscheln (*G* Modiola, *H* Cardium); *I* u. *K* von Aszidien (*I* Ciona, *K* Clavellina); *L* vom Amphioxus; *M* u. *N* von Fischen (*M* Esox, *N* Perca); *O*—*T* von Vögeln (*O* Buchfink, *P* Grünling, *Q* Fliegenschnäpper, *R* Gartensänger, *S* Sperbergrasmücke, *T* Baumrotschwanz); *U* u. *V* von Krebsen (*U* Galathea, *V* Homarus).
B, *G*, *H*, *K*, *O*—*T* nur die Vorderenden. *A*—*N* nach G. Retzius, *O*—*T* nach E. Ballowitz, *U* u. *V* nach G. Herrmann.

aus dessen Analysen entnehmen ließe. Nur eine Eiweißverbindung, den roten Blutfarbstoff oder das Hämoglobin, hat man bisher genügend rein darstellen können, um es mit Erfolg der genauen Untersuchung unterwerfen zu können. Es hat sich herausgestellt, daß die Kristallform, die dieser Stoff annimmt, bei verschiedenen Tierarten verschieden ist (Abb. 24). Bei den meisten Blutarten bildet allerdings das Hämoglobin Platten oder lange dünne Prismen, wie beim Hunde- (E) und Menschenblut (G, H); beim Meerschweinchen (B) kristallisiert es in Tetraedern, beim Hamster (A) in dicken rhombischen Prismen, beim Eichhörnchen (C) in sechsseitigen Tafeln; bei den Gänsen bildet es zarte, in zierlichen Rosetten angeordnete Plättchen, beim Truthahn Würfel. Zugleich ist auch die Löslichkeit des Hämoglobins sehr ungleich. All das deutet auf

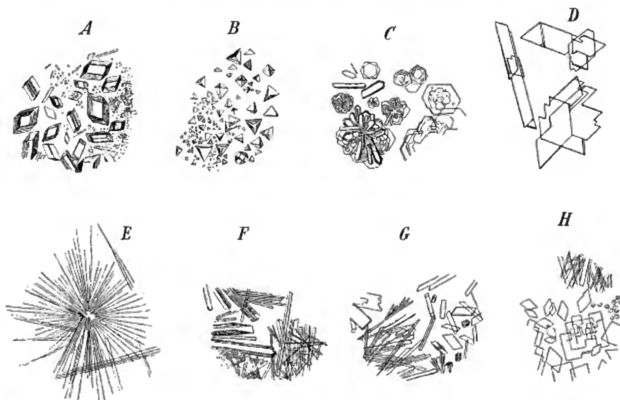


Abb. 24. Blutkristalle von *A* Hamster (Cricetus cricetus L.), *B* Meerschweinchen (Cavia cobaya Schreb.), *C* Eichhorn (Sciurus vulgaris L.), *D* Pferd (Equus caballus L.), *E* Hund (Canis familiaris L.), *F* Katze (Felis domestica Briss.), *G* u. *H* Mensch. *A*—*C* u. *F*—*H* nach Funke, *D* u. *E* nach Kobert.

verschiedenen chemischen Aufbau, der auch für das Hämoglobin von Pferd und Hund direkt nachgewiesen ist. Da der färbende Bestandteil des Hämoglobins, das Hämatin, überall der gleiche ist, müssen diese Verschiedenheiten an der Zusammensetzung des eiweißartigen Bestandteiles liegen.

Die Blutkörperchen der Wirbeltiere schwimmen im Blutplasma, und dieses besteht aus dem Faserstoff und dem Blutserum. Das Blutserum, dessen Hauptbestandteil Eiweißstoffe sind, erweist sich durch das biologische Experiment ebenfalls verschieden bei verschiedenen Wirbeltieren, obgleich es bei der chemischen Analyse quantitativ auffallend ähnlich zusammengesetzt erscheint. Daß die verschiedenen Blutarten nicht gleichwertig sind, hat sich gezeigt bei den Versuchen, in Menschen nach großen Blutverlusten Schaf- oder Kalbsblut hinüberzuleiten. Diese „Transfusion" hatte nie den gewünschten Erfolg, sondern bewirkte vielmehr schwere Krankheitserscheinungen. Der Grund dafür ist darin zu suchen, daß durch das Serum eines fremden Blutes die Blutkörperchen aufgelöst werden. Nur bei Tieren derselben Familie ist der Unterschied des Serums nicht so groß, daß

die Blutmischung schädlich wäre: Blut von Hase und Kaninchen, von Maus und Ratte, von Hund, Wolf und Fuchs wirken nicht schädigend aufeinander; dagegen löst das Serum das Kaninchenbluts die Blutkörperchen des Meerschweinchens auf und Katzenserum die des Hundes. Pferdeserum löst die Blutkörperchen des Esels nicht, wohl aber solche vom Kaninchen, Meerschweinchen, Rind, Schaf und Menschen. Das Serum des Menschenblutes löst die Blutkörperchen anderer Wirbeltiere, auch die von niederen Affen, wie Pavianen und Makaken, nicht aber diejenigen menschenähnlicher Affen, des Orang, Schimpansen und Gorilla.

Auch andere chemische Unterschiede zwischen verschiedenen Wirbeltieren sind bekannt. So beruht die Verschiedenheit des Körperfettes bei Rind, Schaf und Schwein, bei Gans und Huhn, die wir mit der Zunge leicht wahrnehmen, auf dessen chemischer Zusammensetzung. In der Milch verschiedener Säugetiere kommen verschiedene Kaseine vor. Die Stoffwechselprodukte zeigen vielfach ungleiche chemische Zusammensetzung: in der Galle des Rindes z. B. findet sich eine andere Cholsäure als in der des Schweines, und beide sind verschieden von der der Gans. Der Harn des Hundes und seiner nächsten Verwandten enthält die Kynurensäure, die sonst bei keinem Säuger, auch nicht bei Fleischfressern, gefunden wird. Aus der Verschiedenheit der Produkte darf man einen Rückschluß machen auf die Verschiedenheit der absondernden Zellen.

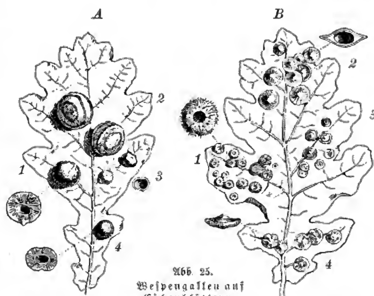


Abb. 25. Wespengallen auf Eichenblättern.
A Von der Gattung Dryophanta (*1* Dr. folii L., *2* Dr. longiventris Htg., *3* Dr. divisa Htg., *4* Dr. agama Htg.), *B* von der Gattung Neuroterus (*1* N. numismalis Oliv., *2* N. lenticularis Oliv., *3* N. fumipennis Htg., *4* N. laeviusculus Schenck). Etwas verkleinert. Nach G. Mayr.

In den bisher angeführten Fällen konnte die Verschiedenheit nahestehender Arten nicht nachgewiesen werden; dazu reichen unsere Hilfsmittel nicht aus. Anders ist es mit Experimenten, die wir in der Natur vorfinden. Wenn eine Gallwespe oder Gallmücke ihre Eier in einem Pflanzenteil unterbringt, so entsteht dort mit der Entwicklung des Embryos eine Wucherung des Pflanzengewebes, die Galle. Der Reiz, der die Zellen der Wirtspflanze zu Wachstum und Teilung anregt, ist ohne Zweifel chemischer Natur; es sind offenbar Ausscheidungsstoffe des Embryos, die als Reiz dienen. Die Form der Gallen ist verschieden, je nach der Pflanze, die als Grundlage dient, und je nach der Art des Galleuerzeugers. Dieselbe Gallmücke, Cecidomyia artemisiae Bouché, erzeugt auf zwei verschiedenen Pflanzenarten, Artemisia campestris L. und A. scoparia W. u. K., Gallen, und diese sind voneinander verschieden. Auf der gleichen Pflanze aber sind die Gallen verschiedener Erzeuger verschieden. An den Blättern unserer Eichen bringen 24 Gallwespenarten ihre Eier unter, und es entstehen dadurch ebenso viele verschiedene Gallen. Also jene zwei verwandten Pflanzenarten reagieren auf denselben Reizstoff verschieden, haben also wohl Unterschiede in ihrem Chemismus, und andererseits rufen die Reizstoffe dieser Gallwespenlarven auf der gleichen Grundlage, dem Eichenblatt, verschiedene Reaktionen hervor, sind also offenbar alle verschieden voneinander (Abb. 25).

Aber die Gallen verwandter Arten unter diesen Schmarotzern der Eichenblätter sind untereinander ähnlicher als mit anderen Gallen. So haben die verschiedenen Dryophanta-Arten kugelige (A), die Neuroterus-Arten mehr flache, linsenförmige Gallen (B). Somit scheint auch der Chemismus bei verwandten Arten weniger verschieden zu sein als bei einander ferner stehenden.

Die Verschiedenheit der Arten äußert sich ganz besonders deutlich in der Beschaffenheit ihres Fortpflanzungssystems. Die männlichen und weiblichen Zeugungszellen einer Art sind gleichsam aufeinander abgestimmt. Die Kreuzung verschiedener Arten ist daher in vielen Fällen gar nicht möglich. In anderen Fällen ist die Kreuzung zwar erfolgreich, aber die Nachkommen, die als Bastarde bezeichnet werden, sind unfruchtbar. Nur in verhältnismäßig wenigen Fällen wird eine fruchtbare Nachkommenschaft erzielt. Lebewesen, die einander ferner stehen, können keine Nachkommen miteinander erzeugen, z. B. Hund und Katze, Rind und Schaf; ja häufig können sogar nahestehende Arten, wie Apfel- und Birnbaum, nicht gekreuzt werden. Näherstehende Arten derselben Gattung oder doch verwandter Gattungen lassen sich zuweilen kreuzen. Oft aber bleiben die Bastarde ganz unfruchtbar, wie der Bastard zwischen dem Pappelschwärmer (Smerinthus populi L.) und dem Abendpfauenauge (Sm. ocellata L.). In anderen Fällen sind die Bastarde fruchtbar, wenn sie mit einer der Elternformen rückgekreuzt werden; so ist der Bastard von Aegilops ovata, einem kleinen Unkraut, und dem gewöhnlichen Weizen zwar für sich unfruchtbar, aber mit dem Blütenstaube des Weizens befruchtet, bringt er einen sekundären Bastard, der Aegilops speltaeformis benannt wurde und in sich fruchtbar ist. Ebenso geben die Bastarde von Lachs und Forelle, mit der Forelle rückgekreuzt, lebenskräftige Nachkommen; auch die Bastarde mancher Spinnerarten sind mit den Elterformen fruchtbar, wenn auch in beschränktem Maße. Völlig fruchtbare Bastarde sind im Pflanzenreich nicht gerade selten, so die Kreuzungen vieler Rubus-Arten und die hybride Luzerne (Medicago media Pers.). Im Tierreich scheinen auch solche vorzukommen; aber sie sind recht selten. Es wird angegeben, daß die Bastarde der Graugans (Anser anser L.) mit Anser cygnoides L. fruchtbar seien, ebenso daß die Bastarde des Ailanthusspinners (Saturnia cynthia Drury) mit S. arrindia sich durch acht Generationen fruchtbar erwiesen haben.

So hat jede Art von Pflanzen und Tieren in ihrem ganzen Wesen eine bestimmte Eigenart. Dabei zeigt es sich aber, daß die Arten, die äußerlich ähnlich sind und im System nahe beieinander stehen, auch in ihrer Eigenart weniger voneinander abweichen als von anderen, daß sie in ihrem ganzen Wesen ähnlich sind. Sie zeigen gleichsam eine Verwandtschaft des Wesens, nicht bloß eine äußerliche Formverwandtschaft. Diese Stellung der Arten zueinander, ebenso wie die Unbestimmtheit des Artbegriffs und der verschiedene Formenumfang verschiedener Arten finden ihre Erklärung durch die Annahme einer wirklichen Verwandtschaft einander nahestehender Arten, einer Abstammung von gemeinsamen Vorfahren unter allmählicher Umwandlung nach verschiedenen Richtungen. Für einen solchen Zusammenhang der Lebewesen, eine Entwicklung aus andersgestaltigen Vorfahren, sucht die Abstammungslehre die wissenschaftlichen Grundlagen zu geben.

3. Die Abstammungslehre.

Die Abstammungslehre oder Deszendenztheorie, wohl auch Evolutionstheorie genannt, sagt aus: die Arten der Lebewesen, der Pflanzen und Tiere, bestehen nicht von Anfang an mit den Eigenschaften, die wir jetzt an ihnen beobachten, sondern sie haben sich aus

andersgestaltigen Vorfahren entwickelt, und zwar im allgemeinen unter Fortschreiten von einfacherem, niederem zu zusammengesetzterem, höherem Bau.

Wenn es möglich wäre, die Umbildung einer Art in eine andere unmittelbar zu beobachten, so wäre damit ohne weiteres ein bindender Beweis für die Abstammungslehre erbracht. Denn der Schluß, daß die Artbildung in früheren Zeiten ebenso vor sich gegangen sei, bedürfte kaum einer Begründung. Aber die Umwandlung der Arten geht in den meisten Fällen so langsam vor sich, daß sie sich nicht beobachten, sondern nur erschließen läßt. Die Beweise für die Abstammungslehre sind daher indirekte. Als Beweismittel dienen Tatsachen, die schwer oder gar nicht verständlich sind unter der Annahme, daß die Arten der Lebewesen unveränderlich seien, die aber ihre beste und oft einzige Erklärung finden in der Annahme der Umbildung der Arten. Diese Tatsachen stammen aus den verschiedensten Gebieten der biologischen Wissenschaften, vor allem aus der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte, aus der Versteinerungskunde, aus der Pflanzen- und Tiergeographie. Sie alle lassen die gleiche Erklärung zu. Die Massenhaftigkeit der für die Abstammungslehre zeugenden Tatsachen und ihre Einstimmigkeit machen diese Lehre zu einer der bestbegründeten Theorien. Auf der anderen Seiten fehlen Beweise für die Unveränderlichkeit der Arten und für ihre selbständige Entwicklung vollständig.

Die Lehre, daß die Lebewesen sich aus andersgestaltigen, im allgemeinen einfacher organisierten Vorfahren entwickelt haben, wurde schon von manchen Philosophen des Altertums andeutungsweise ausgesprochen, ohne jedoch durch Naturbeobachtung gestützt zu werden. Die Geschichte der Abstammungslehre als einer naturwissenschaftlichen Theorie beginnt erst mit dem französischen Zoologen und Botaniker Jean Lamarck (1744 bis 1829) und seinem Landsmann Etienne Geoffroy St. Hilaire (1772—1844); bei beiden war die Annahme der Artumbildung auf eine tief eindringende Kenntnis der Lebewesen gestützt; aber sie gaben ihren Anschauungen dogmatisch nach Art der Naturphilosophen Ausdruck, ohne sie sachlich genügend zu begründen. Zu beweisen suchte die Abstammungslehre erst der Engländer Charles Darwin (1809—1882). In seinem klassischen Buche „die Entstehung der Arten durch natürliche Zuchtwahl" (1859) brachte er eine solche Fülle von Stoff zur Begründung dieser Lehre bei, daß sie in den Kreisen der Naturforscher sehr schnell Aufnahme fand. Die Arbeit, die in den biologischen Wissenschaften während des Restes des 19. Jahrhunderts geleistet wurde, war zum größten Teil der eingehenderen Begründung und dem weiteren Ausbau der Abstammungslehre gewidmet. Jetzt erfreut sie sich allgemeiner Anerkennung bei den Naturforschern, mit ganz wenigen Ausnahmen, die nicht ernst zu nehmen sind. Wenn diese Anerkennung vielfach in nicht naturwissenschaftlichen Kreisen nicht ebenso bereitwillig ist, so liegt das an gewissen Gegensätzen, die zwischen ehrwürdigen Überlieferungen und den Lehren der Abstammungstheorie bestehen, besonders an dem Gegensatz zum mosaischen Schöpfungsbericht, und ferner an den Aussagen der Abstammungslehre über die Herkunft des Menschen von tierischen Vorfahren. Es sind Gefühlswerte, die sich ihrer Anerkennung entgegenstellen, nicht Gründe wissenschaftlicher Art.

Die Beweisführung zugunsten der Abstammungslehre ist, mangels unmittelbarer Beobachtung der Artumwandlung, allerdings keine unbedingt zwingende, und wer sich ihr verschließen will, kann nicht durch logische Schlußfolgen überführt werden. Aber eine andere Theorie, mit deren Beweisbarkeit es ganz ebenso bestellt ist, erfreut sich viel bereitwilligeren Beifalls, weil sie nicht mit Gefühlswerten in Widerstreit kommt: das ist die

Lehre von der Abstammung der Sprachen, z. B. von dem gemeinsamen Ursprung der indogermanischen Sprachen. Niemand hat die Umwandlung einer Sprache in eine andere unmittelbar beobachtet; der Vorgang ist so langsam, daß ein Menschenleben bei weitem nicht ausreicht, diese Veränderungen wahrzunehmen. Die Beweismittel werden geliefert durch die Vergleichung des Baues der Sprachen und durch die Erforschung ausgestorbener Sprachen und ihrer Wandlungen im Laufe der Zeit, entsprechend der vergleichend anatomischen und paläontologischen Begründung der Abstammungslehre. Die historischen Überlieferungen sind durchaus nicht lückenlos, besonders für die germanischen und slavischen Sprachen fließen, im Vergleich zu den griechisch-romanischen, ältere Quellen sehr spärlich. Der gemeinsame Stamm wird erschlossen durch vergleichende Betrachtung. Die Ähnlichkeit in der Methodik beider Wissenschaften wird uns noch öfter veranlassen, Parallelbeispiele aus der Sprachwissenschaft zur Erläuterung heranzuziehen.

a) Zeugnisse der vergleichenden Anatomie.

Die Vergleichung des Baues der unendlich zahlreichen Lebensformen führte schon lange zu der Erkenntnis, daß sie sich nach ihrer Ähnlichkeit in bestimmte Formenkreise, die Kategorien des Systems, einordnen lassen. Es ist eine verhältnismäßig geringe Zahl

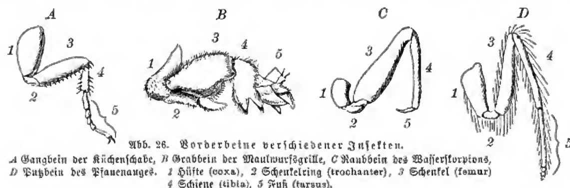


Abb. 26. Vorderbeine verschiedener Insekten.
A Gangbein der Küchenschabe, *B* Grabbein der Maulwurfsgrille, *C* Raubbein des Wasserskorpions, *D* Putzbein des Pfauenauges. *1* Hüfte (coxa), *2* Schenkelring (trochanter), *3* Schenkel (femur) *4* Schiene (tibia), *5* Fuß (tursus).

von Urformen, auf die man die ganze Formenmannigfaltigkeit zurückführen kann; und innerhalb der großen Formenkreise umschließen engere und immer engere Kreise Wesen von immer größerer Ähnlichkeit des Bauplans. Die Abweichungen im äußeren Aussehen sind zuweilen sehr groß innerhalb desselben Formenkreises; im Zusammenhang mit verschiedener Lebensweise ist auch die äußere Gestalt der Lebewesen verschieden, und mit der Verrichtung ändert sich das Aussehen der Organe. Solche Abweichungen aber sind bei formverwandten Wesen ohne Einfluß auf den Bauplan. Unter gleichen Lebensbedingungen aber erhalten Lebewesen ohne Formverwandtschaft oft eine große äußere Ähnlichkeit; der Bauplan aber bleibt verschieden. Maulwurf und Maulwurfsgrille haben durch gleiche Lebensweise gewisse Ähnlichkeiten, ebenso Fledermaus und Schmetterling; sie sind äußerlich je einander ähnlicher, als der Maulwurf der Fledermaus oder die Maulwurfsgrille dem Schmetterling. Aber der Maulwurf ist nach dem gleichen Plane gebaut wie die Fledermaus, die Maulwurfsgrille nach dem gleichen wie der Schmetterling. — Das Vorderbein eines Insekts (Abb. 26) besteht stets aus den gleichen Bestandteilen, aus Hüfte, Schenkelring, Schenkel, Schiene und ein- oder mehrgliedrigem Fuß, mag es zum Gehen verwendet werden, wie in den meisten Fällen (A), oder als Grabschaufel wie bei der Maulwurfsgrille (Gryllotalpa) (B), oder als Fangapparat wie beim sogenannten Wasserskorpion (Nepa) (C), oder als Putzfuß wie bei manchen Tagfaltern (z. B. Vanessa) (D). — Die Zahl der Halswirbel beträgt bei den Säugern, von



Pinguine (Aptenodytes pennantii Gray).

zwei Ausnahmen abgesehen, stets sieben, mag der Hals lang oder kurz sein: die Giraffe mit ihrem langen Hals hat ebenso viele Halswirbel wie der Maulwurf oder der Delphin, deren Hals besonders kurz ist.

Die Wale werden vom Volke als Fische angesehen, wie ja auch ihr Vulgärname „Walfisch" besagt, und selbst Linné stellte sie in der ersten Ausgabe seines Systema naturae noch zu den Fischen; erst später reihte er sie unter die Säugetiere ein. Mit den Fischen hat der Wal den Aufenthaltsort, die langgestreckte Gestalt und den Mangel eines abgesetzten Halses, die Verwendung der Vordergliedmaßen als Ruder und den Besitz einer Schwanzflosse gemein. Aber die Ähnlichkeit ist nur äußerlich; nach Anordnung und Zusammenwirken seiner Teile ist der Wal einer Maus ähnlicher als einem Fisch. Wie diese ist er ein eigenwarmes Tier, hat einen doppelten Blutkreislauf und dementsprechend ein Herz mit zwei Vorkammern und zwei Kammern, atmet den Sauerstoff der atmosphärischen Luft durch Lungen, bringt lebendige Junge zur Welt und ernährt sie zunächst mit dem Sekret seiner Milchdrüsen. Der Fisch dagegen hat „kaltes Blut", einen einfachen Kreislauf und ein Herz mit einer Vor- und Herzkammer, nimmt

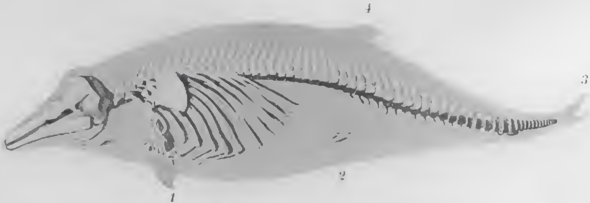


Abb. 27. Skelett eines Zahnwals, des Braunfisches (Phocaena communis Less.), in den Umriß gezeichnet. 1 Vordergliedmaße, 2 Rest des Beckens, 3 Schwanzflosse 4 Rückenflosse. Nach Vander u. D'Alton.

durch Kiemen den im Wasser gelösten Sauerstoff auf und legt Eier. Wal und Maus sind dem Bauplan nach ähnlich, Wal und Fisch sind funktionell ähnlich. Demgemäß enthält auch die Vordergliedmaße des Wales die gleichen Skeletteile wie ein Säugerarm (Abb. 27): einen Oberarmknochen, zwei Unterarmknochen, zwei Reihen von Handwurzelknochen, fünf Mittelhandknochen und ebenso viele, aus einzelnen Gliedern zusammengesetzte Finger. Aber die Knochen sind verkürzt und plattgedrückt, und durch straffe Bänder verbunden, entbehren sie der gelenkigen Beweglichkeit gegeneinander; die Weichteile aber, die die Fingerknochen umgeben, sind zusammenhängend und nicht, wie z. B. beim Menschen, gespalten, so daß anstatt der getrennten Finger eine einheitliche breite Ruderfläche ohne äußere Andeutung einer Teilung vorhanden ist.

In ähnlicher Weise wird beim Pinguin die Vordergliedmaße als Ruder verwendet (vgl. Tafel 1). Aber hier hat sie besonders deutlich auf früherer Entwicklungsstufe das typische Skelett eines Vogelflügels (Abb. 28 A u. B; vgl. dazu Abb. 29 B): die Zahl der Finger ist vermindert und in Handwurzel und Mittelhand sind Verwachsungen eingetreten. Entsprechend dem Gebrauch dieser Gliedmaßen als Ruder sind jedoch beim ausgebildeten Tier auch hier die Einzelknochen platt gedrückt und breit, während sie beim Embryo wie bei Flugvögeln runden Querschnitt haben.

Für die Verwendung der Vordergliedmaßen als Ruder beim Wal und Pinguin ist es völlig gleichgültig, daß ihr Knochengerüst verschieden ist; man könnte für beide wohl

einfachere Stützvorrichtungen ausdenken. Verständlich aber wird uns ihr spezifischer Bau, wenn wir annehmen, daß das Ruder des Wals von einem fünffingerigen Säugerarm, das des Pinguin von einem zum Flug eingerichteten Vogelarm abstammt, und daß sie sich beide erst sekundär in Anpassung an das Wasserleben umgewandelt haben. Der Bau ist ererbt, die Funktion ist erworben.

Solche Organe, die bei Tieren von ähnlicher Lebensweise eine ähnliche Verrichtung haben, nennt der vergleichende Anatom **analoge** Organe. Sie können bei äußerlicher Ähnlichkeit oft im Aufbau ganz verschieden sein. Analog sind z. B. die Grabbeine des Maulwurfs und der Maulwurfsgrille; sie dienen der gleichen Verrichtung und weisen in ihrem gedrungenen, kräftigen Bau und in den kralligen Vorsprüngen eine äußere Ähnlichkeit auf; aber die Grabbeine des Maulwurfs sind Säugetiergliedmaßen mit innerem Knochenskelett, die der Maulwurfsgrille Insektengliedmaßen mit äußerem Chitinskelett. Analog sind die Kiemen des Flußkrebses und des Hechtes; denn beide dienen dazu, dem sie reichlich durchströmenden Blute auf einer großen Oberfläche die Aufnahme von Sauerstoff aus dem umgebenden Wasser zu ermöglichen; sie haben daher auch eine gewisse äußere Ähnlichkeit, indem sie in zahlreiche Lamellen zerteilt und von zartem Epithel überzogen sind. Aber beim Flußkrebs sind die Kiemen Anhänge an der Basis der Thoraxfüße, beim Fisch stehen sie auf den Kiemenbögen, d. i. auf Balken, zwischen denen spaltartige Verbindungsgänge von der Mundhöhle nach außen führen.

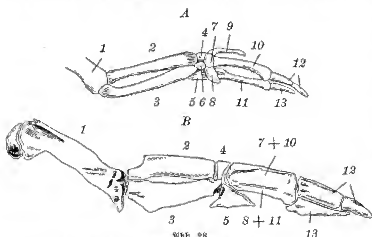


Abb. 28.
Skelett des Flügels eines Pinguin (*Eudyptes chrysocome* Forst.).
A Von einem Embryo von 1,3 cm Flügellänge, *B* vom erwachsenen Tier.
1 Humerus, *2* Radius, *3* Ulna, *4* Radiale, *5* Ulnare, *6* Intermedium, *7* 1. u. 2., *8* 3. u. 4. Handwurzelknochen der zweiten Reihe, *9* Mittelhandknochen des 1. Fingers, *10* u. *11* Mittelhandknochen des 2. u. 3. Fingers, *12* 2. Finger, *13* 3. Finger.
Nach Hillel.

Demgegenüber nennt man **homolog** solche Organe, die bei formverwandten Tieren nach demselben Plane gebaut sind und die gleiche Stellung im Verhältnis zum Ganzen haben, z. B. die Mundwerkzeuge verschiedener Insekten, mögen sie zum Beißen oder Stechen und Saugen benutzt werden. Meist werden homologe Organe auch in gleicher Weise verwendet wie die Lungen bei Frosch und Hund; dann fällt Homologie und Analogie zusammen. Sie können aber auch in ihrer Verwendung ganz verschieden sein. Homolog sind z. B. die Fangbeine des Wasserskorpions und die Grabbeine der Maulwurfsgrille als vorderste Brustbeine am Insektenkörper; homolog sind die Brustflosse vom Wal, das Vorderbein der Maus, der Arm des Menschen und der Flügel der Fledermaus, als Vordergliedmaßen von Säugetieren.

Es ist nun eine wichtige Tatsache: wo bei mehreren Tieren **ein** Organ durch übereinstimmenden Aufbau und gleiche Anordnung am Körper sich homolog erweist, da sind es auch die übrigen Organe. So sind bei den Insekten außer den Vordergliedmaßen auch die übrigen Beinpaare, die Fühler, die Teile der Mundwerkzeuge, die Atmungsorgane homolog. Wo aber bei mehreren Tieren ein Organ analog ist, brauchen nicht alle übrigen Organe ebenfalls analog zu sein. Bei Krebs und Fisch sind die Kiemen

analog; aber dem Fische fehlen Organe mit den Leistungen der Krebsbeine, der Krebs hat kein Ruder, das wie die Schwanzflosse des Fisches wirkt und keinen hydrostatischen Apparat wie dessen Schwimmblase. Die einzig einleuchtende Erklärung für diesen Unterschied in dem Vorkommen homologer und analoger Organe ist die: Homologie beruht auf gemeinsamer Abstammung, und homologe Organisationen werden in der gegebenen Zusammenordnung vererbt; Analogie dagegen beruht auf sekundärer Umwandlung, und diese kann in ähnlichem Sinne auch bei Lebewesen vorkommen, die nicht näher verwandt sind, also nicht die gleiche Organisation besitzen.

Sehr lehrreich ist es, daß homologe Teile in ganz verschiedener Weise zu analoger Verrichtung umgewandelt werden können. Die Vordergliedmaßen der ausgestorbenen Flugechsen (Pterosaurier), der Vögel und der Fledermäuse werden gleichermaßen als Flugorgane gebraucht. Als Vordergliedmaßen von Wirbeltieren sind sie untereinander homolog, wenn auch weniger eng als die Vordergliedmaßen der Säuger oder der Vögel untereinander; sie zeigen denselben Bauplan, am deutlichsten in ihrem Knochengerüst: einen Oberarmknochen, zwei Unterarmknochen, eine Anzahl Handwurzelknochen und ursprünglich fünf Mittelhandknochen und Finger, deren Zahl jedoch bei den Vögeln auf drei verringert ist. Bei der Verwendung als Flügel spielen jedoch in jedem Fall die einzelnen Teile eine andere Rolle für das Zustandekommen der Flugfläche (Abb. 29). Bei den Flugechsen, z. B. bei Pterodactylus elegans Zittel wird die Flugfläche durch eine Hautfalte gebildet, die sich zwischen der Körperseite und Hintergliedmaße einerseits, zwischen Oberarm, Unterarm und dem sehr verlängerten fünften Finger andrerseits ausspannt; der zweite, dritte und vierte Finger sind frei, den Mittelhandknochen des ersten Fingers dürfen wir wahrscheinlich in dem Spannknochen sehen, der die kleine Hautfalte an der Beugeseite des Armes spannt. Bei den Vögeln besteht die Flugfläche aus großen elastischen Federn, den Schwingen; diese sind am Unterarm und an der Hand befestigt; der Oberarm hat mit der Bildung der Flugfläche nichts zu tun. Die Flugfläche der Fledermäuse ist wiederum, wie bei den Flugechsen, eine Hautfalte, die sich an Körperflanke und Hintergliedmaße ansetzt. Aber an der Spannung der Haut beteiligt sich nicht bloß ein Finger, wie dort, sondern deren vier; nur der erste Finger ist frei. Es kann daher kein Zweifel sein, daß die gleiche, den Flügel stützende Grundlage primär ist und schon vorhanden war ohne Rücksicht auf die Verwendung der Vordergliedmaßen zum Fliegen; denn einzelne Teile bleiben für diesen Zweck unbenutzt; die Umwandlung dagegen ist sekundär. Jene ist ererbt, diese erworben.

Wenn wir also durch diese Überlegungen zu dem Ergebnis kommen, daß die Homologie des Bauplans von den Vorfahren ererbtes Gut ist, so folgt daraus, daß die Formverwandtschaft der Lebewesen wirkliche Stammesverwandtschaft sein muß.

Wie vertragen sich aber mit der ererbten Gemeinsamkeit des Bauplans die Abweichungen vom Gesamtplan, die trotz aller Ähnlichkeit so häufig an der einen oder andern Stelle auftreten? So kommen unter den Wirbeltieren, die im allgemeinen zwei Paar Gliedmaßen haben, einzelne vor, bei denen nur ein Gliedmaßenpaar vorhanden ist, wie die Wale, oder solche, denen beide Paare fehlen, wie die Blindschleiche und die Schlangen. Genaue Untersuchung eines Wales zeigt nun, daß an der Stelle, wo die Hintergliedmaßen zu suchen wären, im Fleisch kleine Skeletteile sitzen: es sind die Reste des Beckengürtels (vgl. oben Abb. 27); beim Grönlandwal (Balaena mysticetus Cuv.) schließen sich ihnen noch ein paar Knöchelchen, die Reste der Ober- und Unterschenkelknochen, an. Die Gliedmaßenreste ragen aber nicht über die Oberfläche hervor und dienen

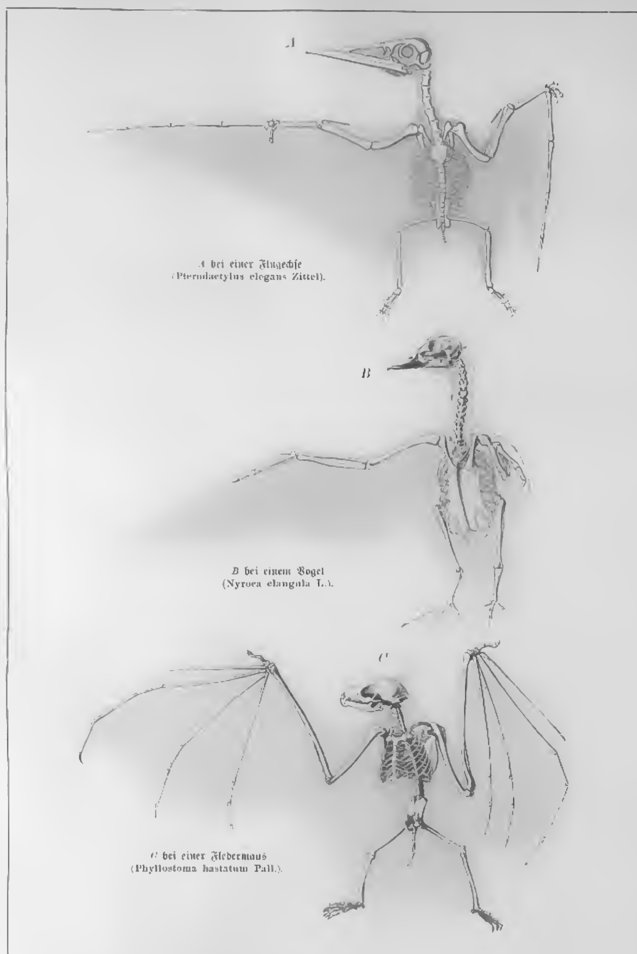


Abb. 29. Bildung der Flugfläche bei verschiedenen Flugwirbeltieren.
A nach H. v. Meyer, B nach der Natur, C nach Pander und D'Alton.

nicht zur Bewegung, wie sonst die Gliedmaßen; sie könnten fehlen, ohne daß damit die geringste Lebensverrichtung ausfiele: sie sind funktionslos. Ihr Vorhandensein läßt sich nur historisch erklären: sie sind Reste von Organen, die einst eine Funktion besaßen. Die Wale stammen also von vierfüßigen Tieren ab, und im Laufe der Generationen sind bei ihnen die Hintergliedmaßen zurückgebildet. Ebenso finden wir bei der Blindschleiche einen gut ausgebildeten Schultergürtel und Reste eines Beckengürtels (Abb. 30); Schulter- und Beckengürtel dienen als Aufhängevorrichtung für die Gliedmaßen, diese aber fehlen hier. Das Vorhandensein jener Skeletteile wird nur verständlich durch die Annahme, daß die Blindschleiche von vierbeinigen Vorfahren abstammt. Bei den Sauriern kommt solche Verkümmerung der Gliedmaßen öfter vor, besonders in der Unterordnung der Kurzzüngler (Brevilinguia), zu der auch die Blindschleiche gehört. Bei vielen Arten sind die Gliedmaßen sehr schwach und die Zehenzahl verringert, so bei der südeuropäischen Erzschleiche (Seps chalcides Bp.). Bei anderen ist das vordere Gliedmaßenpaar ganz geschwunden, von dem hinteren sind nur noch zehenlose Stummel vorhanden; dies ist der Fall beim Scheltopusik (Pseudopus apus Pall.) Südosteuropas (Abb. 31).

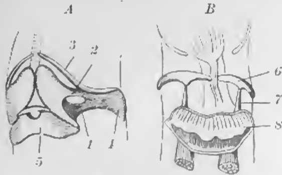


Abb. 30. *A* Schultergürtel und *B* Rest des Beckengürtels der Blindschleiche (Anguis fragilis L.). 1 Coracoid, 2 Procoracoid, 3 Schlüsselbein, 4 Schulterblatt, 5 Brustbein, 6 Beckenrest, 7 daran ansetzender Muskel, 8 Kloake. Nach Leydig.


Abb. 31. Scheltopusik (Pseudopus apus Pall.), die rechte rudimentäre Hintergliedmaße ist senkrecht über dem Ende der Mundspalte als kleiner Zapfen sichtbar.

Bei der Blindschleiche u. a. (z. B. Ophiosaurus) sind gar keine Gliedmaßen mehr sichtbar. Diese Reihe zeigt uns nebeneinander gleichsam die einzelnen Stufen, in denen diese Rückbildung vor sich ging. Sie bestärkt uns in der Annahme, daß Schulter- und Beckengürtel der Blindschleiche als Beweis dafür gelten müssen, daß die Vorfahren des Tieres zwei Gliedmaßenpaare besessen haben.

Solche funktionslosen Teile eines Organismus, die den Platz einnehmen, wo bei verwandten Formen funktionierende Körperteile stehen, bezeichnet man als rudimentäre Organe. Ihre Bedeutung kann nur eine historische sein: sie zeugen von Veränderungen, die während der Stammesgeschichte bei der betreffenden Art vorgegangen sind. Ein Vergleich aus der Sprachgeschichte macht das deutlicher. Das englische Wort für Kalb, calf, wird Kaf gesprochen. Das l wird nicht ausgesprochen; aber der Vergleich mit dem verwandten deutschen Wort zeigt, daß es zu diesem Wortstamm gehört. Das l ist gleichsam ein rudimentäres Organ des Wortes calf, und man dürfte aus der Schreibung auf eine frühere Aussprache des l schließen, auch dann, wenn man nicht in dem verwandten deutschen Worte den Beleg dafür hätte.

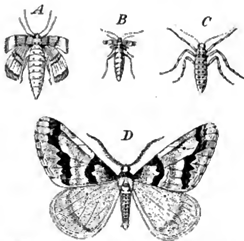


Abb. 32. Frostspannerweibchen mit verschieden weit zurückgebildeten Flügeln. *A* Hibernia marginaria Bkh., *B* H. aurantiaria Hb., *C* H. defoliaria L. Zum Vergleich: *D* Männchen von Hibernia defoliaria L.

Rudimentäre Organe kommen im Pflanzen- und besonders im Tierreich überaus häufig vor, und sie sind ebenso viele Beweise gegen die Unveränderlichkeit der Arten und für die Abstammungslehre. So werden bei den Weibchen mancher Schmetterlingsarten aus den Familien der Spinner und Spanner die Flügel rückgebildet, während sie bei den zugehörigen Männchen gut entwickelt sind und zum Flug gebraucht werden. Die Weibchen sind in diesen Familien, durch die Last der Eier beschwert, überhaupt träge Flieger; unter 506 an einer Lockfackel gefangenen Nonnenfaltern z. B. befanden sich nur zwei Weibchen. So ist es erklärlich, daß die Flügel bei den Weibchen nicht mehr gebraucht wurden, daher ohne Nachteil verkleinert werden konnten. Drei Arten von Frostspannern aus der Gattung Hibernia zeigen diese Rückbildung verschieden weit fortgeschritten (Abb. 32): H. marginaria Bkh. hat noch halblange deutliche Flügelchen, die aber zum Flug völlig untauglich sind; bei H. aurantiaria Hb. sind nur noch kleine Schüppchen am zweiten und dritten Brustring als Reste der Flügel übrig; der H. defoliaria L. dagegen fehlen sie völlig. Wenn man nicht auf eine Erklärung dieser Tatsachen von vornherein verzichten will, so muß man den Schluß ziehen, daß in der Vorfahrenreihe dieser Schmetterlinge auch die Weibchen ursprünglich wohl entwickelte Flügel wie die Männchen und so viele andre Schmetterlingsweibchen hatten, daß aber allmählich die Flügel rückgebildet wurden, und daß diese Rückbildung bei H. defoliaria L. bis zum völligen Schwunde geführt hat. In der gleichen Weise erklärt es sich, daß unter den Schmetterlingen die meisten Spinner und Spanner, die als fertige Tiere keine Nahrung aufnehmen, doch einen wenn auch nur gering entwickelten Rüssel besitzen von genau dem gleichen Bau wie bei jenen Schmetterlingen, die Nektar saugen.

b) Zeugnisse der Entwicklungsgeschichte.

Wenn bei einem Lebewesen Organe ausgebildet werden, die nicht mehr funktionieren, so ist das eine Ausgabe an Stoff, die dem Ganzen in keiner Weise zugute kommt. Es ist die konservative Kraft der Vererbung, die hier in Widerstreit tritt mit der fortschrittlichen Kraft der Anpassung: diese bewirkt ein Zufließen der verfügbaren Stoffe zu den funktionierenden Organen; jene bewahrt mit Zähigkeit die überkommenen Formen, auch wenn sie nicht mehr funktionieren. Im Laufe dieses Widerstreites siegt allerdings der Fortschritt, und wenn der Kampf genügend lange dauert, ist schließlich die wiedererzeugende Kraft der Vererbung, soweit sie dem einheitlichen Zusammenwirken der Körperteile widerspricht, ganz überwunden. So können rudimentäre Organe schließlich ganz verschwinden, ohne eine Spur zu hinterlassen, wofür die Flügel des Weibchens von Hibernia defoliaria L. ein Beispiel bieten. So ist auch bei den Schlangen meist jede Spur von Gliedmaßen verloren gegangen; nur die Familien der Boiden und Eryciden weisen noch Reste eines Beckengürtels auf, die den früheren Besitz von Hintergliedmaßen bezeugen.

In ähnlicher Weise findet ein nutzloser Aufwand von Stoff und Energie statt bei den Umwegen, die so häufig in der individuellen Entwicklung der Lebewesen zu beobachten sind. Sie haben oft in ihrem Auftreten große Ähnlichkeit mit der Fortdauer der rudimentären Organe. So gibt es in der Entwicklung der Blindschleiche einen Zustand, wo die Vordergliedmaßen als kleine Erhebungen am Embryo auftreten (Abb. 33), ganz in der gleichen Weise, wie sich die ersten Anlagen der Gliedmaßen etwa bei einer Eidechse zeigen; aber sie werden nicht weiter ausgebildet, sondern verschwinden wieder. Beim Rindsembryo finden sich zu einer gewissen Zeit Anlagen der oberen Schneidezähne, die ja den Rindern fehlen; sie kommen jedoch nie zum Durchbruch, sondern werden noch vor der Geburt rückgebildet. Solche Umwege der Entwicklung sind ebenso zu beurteilen wie das Auftreten rudimentärer Organe, nämlich von historischen Gesichtspunkten. Sie sind Folgen der erhaltenden Kraft der Vererbung. Wir haben in diesen Fällen keine andere Erklärung als die, daß die Vorfahren der Blindschleiche vordere Gliedmaßen, die der Rinder obere Schneidezähne besessen haben.

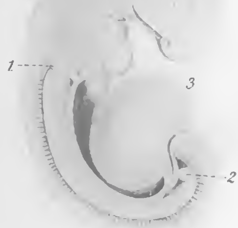


Abb. 33. Embryo der Blindschleiche (Anguis fragilis L.) mit Anlagen der vorderen Gliedmaßen (1). 2 Anlage des männlichen Begattungsapparates. 3 Dottersack. Nach Nicolas.

Aber die Umwege der Entwicklung sind häufig noch viel bedeutender. Aus dem Ei eines Frosches entwickelt sich nicht direkt ein Frosch, mit Lungen und ohne Schwanz, sondern ein Wesen mit einem Ruderschwanz, das wie ein Fisch durch Kiemen atmet, die Kaulquappe. Diese Kiemen stehen, ebenfalls wie bei den Fischen, auf Kiemenbögen, zwischen denen Spalten vom Schlund nach der Außenwelt führen. Ruderschwanz und Kiemenbögen mit Kiemen werden bei den Larven der schwanzlosen Amphibien auch dann ausgebildet, wenn sie nie ins Wasser kommen, sondern in Brutbehältern der Elterntiere geborgen ihre Entwicklung bis zum jungen Fröschchen durchmachen: z. B. bei der Wabenkröte (Pipa) und manchen Arten der Beutelfrösche (Nototrema). Auch die Wasser- und Landmolche, die im erwachsenen Zustande durch Lungen atmen, haben wasserbewohnende

Larven, die wie die Fische Kiemen an Kiemenbögen besitzen. Die Larven des Alpenmolchs (Salamandra atra Laur.), die ihre ganze Entwicklung im Eileiter des Muttertieres durchlaufen, besitzen ebenfalls zeitweilig solche Kiemen, die sie aber vor der Geburt verlieren. Alle diese Umwege finden ihre Erklärung durch die Annahme, daß die Amphibien von dauernd durch Kiemen atmenden fischähnlichen Vorfahren abstammen.

Auch bei den Embryonen der Reptilien, Vögel und Säuger treten Kiemenbögen und Kiemenspalten auf (Abb. 34 A), nur sind bisweilen die Spalten nicht völlig durchgebrochen, sondern schieben sich nur als Kiementaschen trennend zwischen die Kiemenbögen ein. Die letzteren tragen zwar keine Kiemen, aber noch gehen vom Herzen aus die Blutgefäße in derselben Anordnung durch die Kiemenbögen hindurch wie bei den Fischen, wo sie das Blut zum Zweck der Atmung zu den Kiemen führen (vgl. Abb. 34 B u. C). Im weiteren Verlauf der Entwicklung verstreichen die Bögen, die Kiementaschen verschwinden mit Ausnahme der ersten, und die Blutgefäße gehen z. T. unter. Diese Anlagen stellen

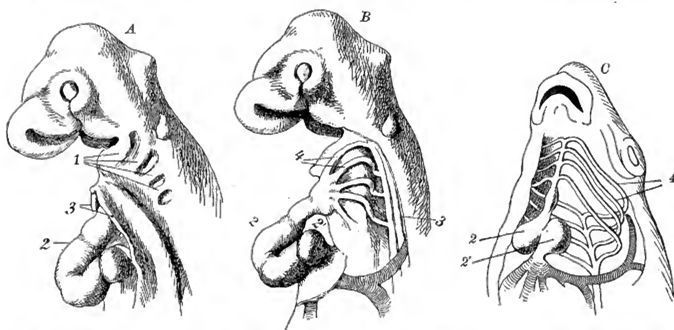


Abb. 34. *A* Kopf vom Hühnerembryo mit Kiemenbögen (*1*) und Kiemenspalten; bei *B* sind durch Wegnahme der äußeren Haut die in den Kiemenbögen verlaufenden Gefäße sichtbar gemacht; in *C* sind zum Vergleich die Kiemengefäße eines Knochenfisches dargestellt. *1* Kiemenbögen, *2* Herzkammer, *2'* Vorkammer, *3* Schnittfläche der Haut, *4* Kiemengefäße.

einen Entwicklungsumweg vor, der nur historisch erklärbar ist, also durch die Annahme, daß die luftlebenden Wirbeltiere von kiemenatmenden fischartigen Wasserbewohnern abstammen und von diesen die entsprechende Anordnung der Blutgefäße ererbt haben.

Noch eines Beispiels sei gedacht aus der unendlichen Menge ähnlicher, die uns die Entwicklungsgeschichte der Tiere darbietet: das ist die Entwicklung einiger Krebse. Bei sehr vielen Krebsen aus verschiedenen Ordnungen, so bei den Kiemenfußkrebsen (Branchiopoden), den Hüpferlingen (Copepoden) und unter den höheren Krebsen bei den Garnelengattungen Penaeus und Lucifer schlüpft aus dem Ei eine charakteristische Larve mit drei Beinpaaren, die sogenannte Naupliuslarve (vgl. Abb. 36 A), die sich dann unter Vermehrung ihrer Gliedmaßen und sonstigen Wandlungen zum fertigen Krebs umbildet. Diese Krebslarve tritt nun auch in der Entwicklung eines ganz sonderbaren Lebewesens auf, das in seinem Bau gar keine Ähnlichkeit mit Krebsen aufweist, bei dem schon oben (S. 45) genannten Parasiten der Krabben, Sacculina carcini Thomps. (Abb. 35). Der Sacculina-Nauplius (Abb. 36 A) verwandelt sich dann in die sogenannte

Cyprislarve (B) mit einer größeren Gliedmaßenzahl und stummelhaftem Hinterleib. Diese heftet sich mit ihren Haftantennen (1) an eine Krabbe an (C), und zwar an der Basis einer Borste, wo die Kutikula weich ist. Jetzt, wo es mit der freien Bewegung aus ist, wird der Thorax mitsamt den Beinen und dem Hinterleibsstummel abgeworfen (D). Die übriggebliebene Masse dringt durch die Röhre, die von der Haftantenne gebildet wird, in die Krabbe ein (E, F) und wächst dort zum Parasiten aus, indem sie wurzelartige Ausläufer in den Leib des Wirtstieres sendet (vgl. oben Abb. 16); der von diesen Wurzeln reich mit Nahrung versorgte Körper schwillt dann mehr und mehr an und bricht schließlich durch die Kutikula durch, den sackförmigen Anhang der Krabbe bildend. Diese Art der Entwicklung deutet zweifellos darauf hin, daß die Vorfahren der Sacculina einst auch im erwachsenen Zustande krebsartig waren, und erst durch den degenerierenden Einfluß des Schmarotzerlebens im Laufe der Generationen so verändert wurden.

Notwendig sind solche Umwege in der Entwicklung nicht; sie können allmählich verkürzt werden. Während beim Rind die im erwachsenen Zustande fehlenden Zähne beim Embryo noch angelegt werden, findet man im Schnabel der Vogelembryonen keine Spur von Zahnanlagen, und doch wissen wir, daß die Vögel von bezahnten Vorfahren stammen; die Reste von Zahnvögeln sind uns in den Ablagerungen der Kreideformation versteinert erhalten. Ebenso macht z. B. unser Flußkrebs bei seiner Entwicklung keinerlei Umwege über eine Naupliuslarve oder eine andere Larvenform, sondern die Jungen sind, wenn sie aus den Eihüllen schlüpfen, dem fertigen Tiere schon sehr ähnlich, indem sie vor allem die endgültige Zahl und Form der Gliedmaßen besitzen. Auch hier hat die Anpassung den Sieg über die rekapitulierenden Tendenzen der Vererbung davongetragen; der Gang der Entwicklung ist abgekürzt.

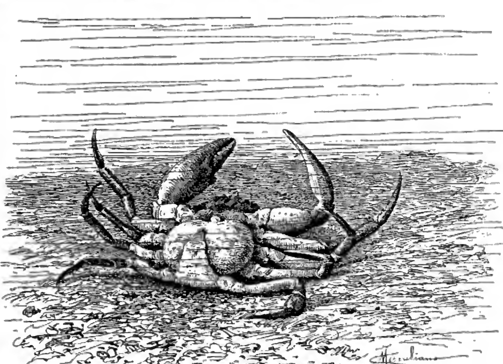


Abb. 35. Strandkrabbe (Carcinus maenas Leach) auf dem Rücken liegend, mit Sacculina carcini Thomps. unter dem Hinterleib.

Freilich gestatten nicht alle Umwege, die der Entwicklungsgang eines Tieres macht, eine historische Deutung. Manche müssen als Anpassung der betreffenden Entwicklungsstufen an ihre besonderen Lebensbedingungen betrachtet werden. So kann das Puppenstadium der Schmetterlinge unmöglich eine Eigentümlichkeit sein, die einmal ein Vorfahr dauernd besessen hat; die Puppen nehmen keine Nahrung auf und bewegen sich nicht — ein Tier, das im ausgebildeten Zustande solche Eigenschaften hätte, ist nicht denkbar. Der Puppenzustand ohne Nahrungsaufnahme und Bewegung wird ermöglicht durch die während des Larvenlebens aufgehäuften Vorratsstoffe und ermöglicht seinerseits

den ungestörten Ablauf der tiefgreifenden Veränderungen, die mit der Umwandlung der Larvenform in die von ihr sehr abweichende ausgebildete Form verknüpft sind.

Jene Umwege der Entwicklung sind in ihrer historischen Bedeutung von größter



Abb. 36. Entwicklung von Sacculina carcini Thomps.
A Naupliuslarve; B Cyprisstadium, freischwimmend (1 Haftantenne); C dasselbe, am Ansatz einer Borste (2) dem Krabbenpanzer (3) angeheftet, wirft den beintragenden Körperabschnitt ab; D auch die Schale wird abgeworfen; E der Rest des Larvenkörpers bereitet sich zur Einwanderung in den Krabbenkörper vor und F wandert ein. B—F 250 fach, A stärker vergrößert. Nach Delage.

Wichtigkeit für die Feststellung der Verwandtschaftsbeziehungen der Tiere. Die Zugehörigkeit der Sacculina zu der Klasse der Krebse ist nur durch das Studium ihrer Entwicklung erkannt worden. Wir werden weiter unten bei dem Versuch, die Stammesentwicklung des Tierreichs darzustellen, noch näher auf den Wert dieser Ableitung aus

entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen und die dabei möglichen Irrtümer hinzuweisen haben. Hier, wo wir nur die entwicklungsgeschichtlichen Umwege als Zeugnis für die Abstammungslehre benutzen, ist für nähere Ausführungen darüber nicht der Platz.

c) Zeugnisse der Versteinerungskunde.

Von den Pflanzen und Tieren, die in früheren Zeiten unsere Erde bevölkerten und unter denen wir, nach der Annahme der Abstammungslehre, die Vorfahren der jetzigen Lebewesen zu suchen haben, geben uns die versteinerten Reste Kunde, die wir in den geschichteten Teilen der Erdrinde finden. Die Einsicht, daß wir es in diesen Versteinerungen mit Resten einst lebender Pflanzen und Tiere zu tun haben, hat sich erst allmählich Bahn gebrochen. Früher sah man in ihnen Spiele der Natur, und als man durch genauere Untersuchung zu der Überzeugung kam, daß man es doch wohl mit Resten wirklicher Lebewesen zu tun habe, glaubte man zunächst, sie stammten von den bei der Sintflut vernichteten Pflanzen und Tieren. So beschrieb 1726 Scheuchzer die Skelettreste eines großen, über 1 m langen Molches (Andrias scheuchzeri Tschudi) aus dem oberen Miozän von Öningen als Sintflutmenschen („Homo tristis diluvii testis").

Daß die Versteinerungen von den jetzt lebenden Wesen verschieden sind, wurde zuerst zweifellos erwiesen durch die genauen Untersuchungen, die am Ende des 18. Jahrhunderts Cuvier für die Wirbeltiere, Lamarck für die Mollusken des Pariser Beckens durchführten. Die Verschiedenheit der Fossilien in verschiedenen Schichten der Erdrinde glaubte Cuvier so erklären zu können, daß durch gewaltige Katastrophen das Leben auf der Erde mindestens teilweise vernichtet und darauf durch Neuschöpfungen die Erde neu bevölkert wurde. Die Katastrophenlehre, die z. B. in Goethe einen heftigen Gegner fand, wurde endgültig durch den englischen Geologen Sir Charles Lyell widerlegt; er setzte in seinen Prinzipien der Geologie (1830—33) an ihre Stelle die Kontinuitätstheorie. Diese jetzt allgemein anerkannte Lehre behauptet, daß die Kräfte, die wir auch jetzt noch an der Arbeit sehen, vollkommen ausreichend sind zur Erklärung der Umwandlungen, die in früheren Zeiten mit der Erdoberfläche vor sich gegangen sind, ohne daß wir gewaltsame Umwälzungen zu Hilfe rufen müssen. So steht auch die Pflanzen- und Tierbevölkerung, die im Laufe der Zeiten die Erde bewohnte, in ununterbrochenem Zusammenhang, und wir dürfen erwarten, den Vorfahren der heutigen Lebewesen, soweit sie versteinerungsfähige Reste besaßen, unter den Versteinerungen zu begegnen.

Die geschichteten Ablagerungen bildeten sich auf dem Grunde des Wassers; wir finden deshalb auch ganz überwiegend Reste von Wassertieren in ihnen. Entsprechend dieser Entstehung müssen die oberen Schichten jünger sein als die unteren; so sind die am gleichen Orte vorhandenen Ablagerungen zeitlich geordnet. Um Schichten verschiedener Orte vergleichen zu können, ist eine genaue Kenntnis der darin enthaltenen Versteinerungen notwendig; wenn Ablagerungen getrennter Örtlichkeiten im Vorhandensein häufiger und weit verbreiteter Pflanzen und Tiere einander gleichen, kann man sie als gleichaltrig betrachten und an der gleichen Stelle in der Folge der geologischen Schichten einreihen. So ist es durch anhaltendes Studium gelungen, die Schichten der Erdrinde nach ihrer Entstehungszeit zu ordnen. Man gibt ihnen Namen, teilt sie in verschiedene Formationen ein, und diese werden zu vier großen Gruppen zusammengefaßt: die Gesteine der ersten Epoche, der archäischen, enthalten keine Reste von Organismen und kommen daher hier nicht in Betracht; die zweite Epoche wird als paläozoische be-

zeichnet, die dritte als mesozoische, die vierte als känozoische Epoche; man könnte sie entsprechend Altertum, Mittelalter und Neuzeit der Tierwelt nennen. Die Formationen sind der Reihe nach folgende:

Känozoische Epoche	Mesozoische Epoche
11) Jetztzeit	8) Kreideformation
10) Quartärformation oder Diluvium	7) Juraformation
9) Tertiärformation	6) Triasformation

Paläozoische Epoche

5) Permformation	2) Silurformation
4) Kohlenformation	1) Kambrische Formation.
3) Devonformation	

Wenn nun von allen Lebewesen, die überhaupt versteinerungsfähig waren, wirklich Reste erhalten wären, so müßten wir für viele der jetzt lebenden Organismen mit Hilfe dieser Reste den direkten Beweis führen können, daß sie durch allmähliche Umbildung aus andersgestaltigen Vorfahren entstanden sind. Aber leider trifft jene Voraussetzung nicht zu; die geologische Urkunde ist sehr lückenhaft. Während wir gegen 420000 Arten lebender Tiere kennen, sind uns aus der ganzen Folge der Formationen nur etwa 100000 fossile Tierarten bekannt; und doch umfaßt die Jetztzeit mit dem Diluvium nur etwa eine Zone vom gleichen Werte, wie wir deren mehr als dreißig in der Jurazeit unterscheiden können.

Diese Lückenhaftigkeit hat ihren Grund zunächst darin, daß eine außerordentlich große Zahl von Lebewesen nur aus Weichteilen besteht, die nicht erhaltungsfähig sind. Sehr viele Pflanzen und unter den Tieren die Infusorien, die nackten Coelenteraten, die Mehrzahl der Würmer, die gehäuselosen Schnecken und manche Krebse, besitzen keine Hartteile, die sich erhalten können; Abdrücke von Weichteilen aber sind sehr selten. Jedoch auch da, wo solche Hartteile vorhanden sind, hängt ihre Erhaltung von dem Zusammentreffen vieler günstiger Umstände ab. Nur verhältnismäßig selten wird es sich treffen, daß der Leichnam in ruhigem Wasser zu Boden sinkt und dort bald von einer genügenden Schicht weichen Schlammes bedeckt und damit erhalten wird. Grobkörniger Sand ist der Erhaltung ungünstig und wir finden deshalb dicke Lagen von Sandstein fast völlig fossilfrei; bewegtes Wasser aber, besonders die Tätigkeit brandender Wogen, vernichtet die Reste mit Sicherheit. Am günstigsten für die Erhaltung von Resten sind die Bedingungen bei den Wasserbewohnern; viel seltener jedoch kommen Landtiere und Landpflanzen in eine Lage, die ihre Versteinerung ermöglicht. Die Artenzahl der Landtiere aber überwiegt, wenigstens in der Jetztzeit, diejenige der Wassertiere bei weitem. Zwei Drittel der lebenden Tierarten sind allein Insekten, nämlich gegen 280000; fossile Reste von Insekten kennen wir im ganzen nur gegen 2600 Arten! Obgleich Säugetiere schon aus der Trias- und Jurazeit bekannt sind und ihre Reste im Tertiär in großen Mengen gefunden werden, ist in der Kreideformation bisher keine Spur von einem Säuger entdeckt worden. Wie spärlich die Reste vielfach sind, erhellt daraus, daß viele fossile Arten, besonders aus der Reihe der Wirbeltiere, sich nur auf ein einziges erhaltenes Stück, oft sogar nur auf ein Bruchstück, ja zuweilen nur auf ein paar Zähne oder dgl. gründen.

Dazu kommt, daß drei Viertel der Erdoberfläche vom Meere bedeckt und damit unserer Untersuchung entzogen sind. Von der trockenen Erdoberfläche aber sind nur der

größte Teil Europas und Nordamerikas, ferner Südasien und Südafrika genau untersucht; sonst kennen wir nur mehr oder weniger reichliche Stichproben.

Wenn wir somit einen vollständigen Stammbaum der jetzigen Lebewelt aus den versteinerten Urkunden nicht herauslesen können, so entspricht doch das, was wir finden, vollkommen den Vorstellungen, die wir uns nach der Abstammungslehre von der Entwicklung der Lebewelt auf der Erde machen müssen. Je weiter nämlich eine Formation von der Jetztzeit entfernt ist, um so geringer ist die Verwandtschaft der in ihr gefundenen Pflanzen und Tiere mit den noch lebenden. Das soll an dem Beispiel der Säugetiere gezeigt werden, wobei die einzelnen Belege aus der Ordnung der Raubtiere entnommen sind. Im Diluvium findet sich der Mensch und andere Säugetiere, die in der Hauptsache zu noch heute lebenden Arten gehören oder sich wenigstens von ihnen nicht weit entfernen, wie der Wolf (Canis lupus L.) und der Höhlenlöwe (Felis spelaea Goldf.), der vielleicht mit dem afrikanischen Löwen identisch ist. In der obersten Abteilung des Tertiär, im Pliozän, kommen Säuger vor, die in der Hauptsache jetzt noch lebenden Gattungen angehören, lebende Arten dagegen sind selten: von Hunden treffen wir Canis etruscus F. Major, von Bären Ursus etruscus Cuv., von Mardern Mustela filholi Depéret, lauter ausgestorbene Arten noch vorhandener Gattungen. Tiefer im Tertiär, im Miozän, gehören die Säuger hauptsächlich jetzt noch lebenden Familien an; von den damals lebenden Gattungen sind zahlreiche ausgestorben, von den Arten reicht keine bis zur Jetztzeit: so ist die Familie der Hunde vertreten durch die Gattung Cynodictis, die der Bären durch die Gattung Hyaenarctos, die der Marder durch die Gattung Plesicyon, die der Katzen durch Aelurogale. Im Oligozän schließlich begegnen uns viele jetzt ausgestorbene Familien, und von den jetzt lebenden Gattungen und Arten ist noch keine vorhanden. Die Ordnung der Raubtiere ist schon vertreten, aber die jetzigen Familien lassen sich in ihr noch nicht unterscheiden. In der ganz fremdartigen Säugetierwelt des untersten Tertiär endlich, des Eozän, findet man noch keine echten Raubtiere; wohl aber sind die eozänen Kreodonten, mit manchen Anklängen an die Beuteltiere, durch allmähliche Übergänge mit den Raubtieren verbunden und können als deren Vorfahren angesehen werden.

Die Reihenfolge, in der die Lebewesen in den aufeinander folgenden Formationen auftreten, steht durchaus in Übereinstimmung mit dem Bilde, das wir uns nach der Organisation der Pflanzen- und Tierabteilungen von deren verwandtschaftlichem Zusammenhange machen können. Die einzigen Pflanzen, denen man im Kambrium begegnet, sind Algen; erst vom mittleren Silur ab gesellen sich ihnen die ersten Anfänge der Gefäßkryptogamen zu. Im Karbon, der Steinkohlenformation, entwickeln diese dann eine große Mannigfaltigkeit: Bärlappgewächse, Sigillarien, Schachtelhalme, Annularien und Farne bilden den Hauptbestandteil der Flora, und neben ihnen treten die ersten Vertreter der Gymnospermen auf, Nadelhölzer und vielleicht auch Sagopalmen (Cycadeen). Erst gegen Ende der mesozoischen Epoche, in der Kreidezeit, kommen dazu auch die Blütenpflanzen, die in der Jetztzeit drei Viertel der gesamten Pflanzenwelt ausmachen.

Das gleiche läßt sich im Tierreiche verfolgen. In der paläozoischen Periode sind zwar schon alle Stämme der wirbellosen Tiere vorhanden; ihre Entwicklung fällt in Zeiten, aus denen uns keine Versteinerungen erhalten sind. Aber das Auftreten der verschiedenen Klassen der Wirbeltiere läßt sich genau verfolgen. Schon oben wurde erwähnt, daß für alle Landwirbeltiere wegen des vorübergehenden Auftretens von Kiemenspalten die Abstammung von wasserlebenden Tieren wahrscheinlich ist; von den Land-

wirbeltieren stehen die Amphibien nach Bau und Entwicklung den Fischen am nächsten; die Reptilien aber sind wiederum einfacher organisiert als Vögel und Sänger, die man von reptilienartigen Vorfahren ableiten muß. Dem entspricht die Reihenfolge des Auftretens. Im Silur, wo die ersten Wirbeltierreste vorkommen, sind es Fische: neben den eigentümlichen Panzerfischen (Placodermen) treten Formen auf, die mit den jetzt fast ganz verschwundenen Ganoidfischen (Stören usw.) verwandt sind. Auch im Devon bleiben die Fische die einzigen Wirbeltiere, Haie und Rochen einerseits, Ganoiden andererseits. Viel später erst, nämlich in der Kreideformation, finden sich Reste der höher entwickelten Knochenfische. Im Karbon stellen sich die ältesten Amphibien, die Stegocephalen, ein. Im Perm findet man zum ersten Male echte Reptilien; von den verschiedenen Ordnungen derselben tritt die abweichendste, die der Schlangen, am spätesten auf, nämlich erst in der Kreideformation. Das erste Auftreten von Sängetierresten fällt in die Trias. Im Jura begegnen uns die ältesten Vögel, mit langem, eidechsenartigem Schwanz; in der Kreide schließlich finden sich die Zahnvögel, die, abgesehen von der Bezahnung der Kiefer, den jetzigen Vögeln recht ähnlich sind.

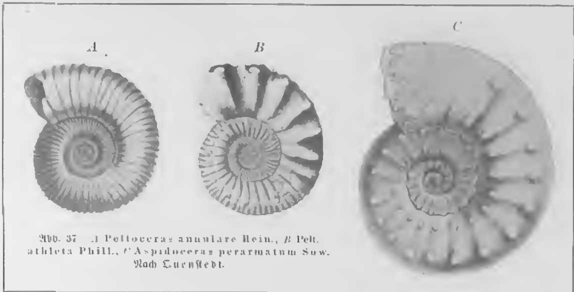


Abb. 37. A Peltoceras annulare Rein., B Pelt. athleta Phill., C Aspidoceras perarmatum Sow. Nach Quenstedt.

Trotz der Lückenhaftigkeit der Überlieferung sind auch zusammenhängende Entwicklungsreihen in ziemlicher Ausdehnung bekannt, hauptsächlich bei den Korallen, Seeigeln, Brachiopoden und Mollusken. Bei den Ammoniten besonders, alten gehäusetragenden Tintenfischen, lassen sich häufig Formenketten durch lange Schichtenreihen verfolgen, die derartig eng geschlossen sind, daß ein Ziehen von Artgrenzen ohne willkürlichen Einschnitt unmöglich wird. Eine solche Kette jurassischer Ammoniten zeigt Abb. 37; die Entwicklung führt über Peltoceras annulare Rein. und P. athleta Phill. aus dem oberen braunen Jura (ζ) zu Aspidoceras perarmatum Sow. aus dem unteren weißen Jura (α β).

Aber auch für manche Wirbeltierformen lassen sich Reihen aufstellen, die zwar nicht lückenlose Übergänge zeigen, immerhin jedoch eine große Wahrscheinlichkeit besitzen, um so mehr als sie völlig den Erwartungen entsprechen, die wir aus anderen Gründen hegen dürfen. Berühmt ist der Stammbaum der Pferde, dessen Kenntnis in der Hauptsache den Forschungen des Amerikaners Marsh zu verdanken ist. Es sollen hier nur in aller Kürze die Umwandlungen betrachtet werden, die Hand und Fuß in der Ahnenreihe der Pferde während der einzelnen Stufen der Tertiärzeit, des Pliozän, Miozän, Oligozän und Eozän durchgemacht haben (Abb. 38). Bei unseren lebenden Pferdeformen, dem

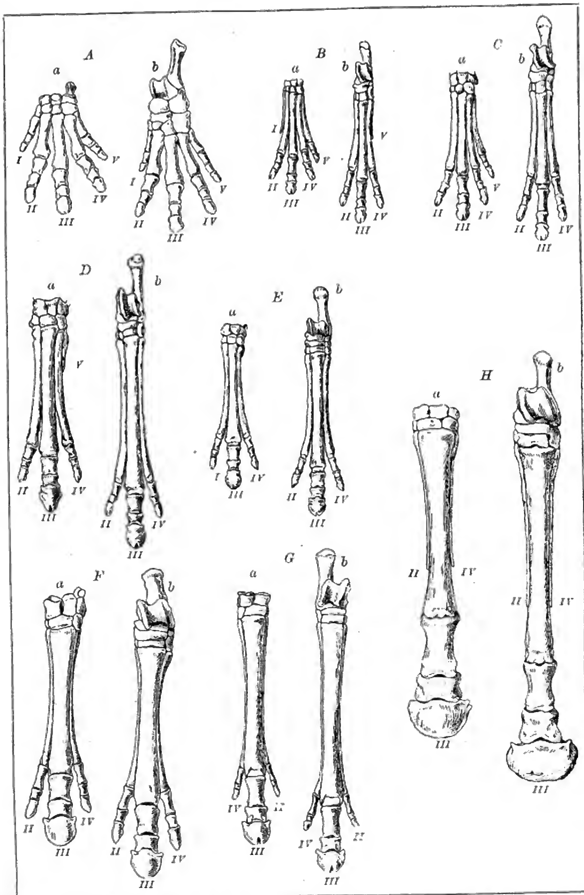


Abb. 38. Hand (*a*) und Fuß (*b*) von Vertretern der aufeinander folgenden Entwicklungsstufen des Pferdestammes. *A* Phenacodus primaevus Cope. *B* Eohippus pernix Marsh. *C* Orohippus agilis Marsh. *D* Mesohippus celer Marsh. *E* Miohippus auceps Marsh. *F* Hypohippus equinus Scott. *G* Neohipparion whitneyi Gidley. *H* Equus caballus L. *I II III IV V* erster bis fünfter Finger bzw. Mittelhandknochen in *a* und Zehe bzw. Mittelfußknochen in *b*. *A* und *E*—*H* $^{1}/_{6}$ nat. Größe, *B*—*D* $^{1}/_{3}$ nat. Größe. Nach R. S. Lull.

Pferd (H), dem Wildesel, dem Zebra, tragen die Gliedmaßen nur eine Zehe. Bei der Fünfzehigkeit der meisten landlebenden Wirbeltiere muß man auch für die Pferde eine Abstammung von fünfzehigen Vorfahren annehmen. Zu beiden Seiten des zu der Zehe gehörigen Mittelhandknochens liegen bei den jetzigen Pferden ein paar dünne, längliche Knochenspangen, die sogenannten Griffelbeine (H *II, IV*); sie sind als Rudimente zweier weiterer Mittelhandknochen aufzufassen. Im Pliozän von Nordamerika findet sich ein Pferd, Pliohippus, bei dem diese Griffelbeine größer sind; ja einige Pferde aus dem Pliozän haben noch drei vollständig ausgebildete Zehen an jedem Fuß, von denen aber die seitlichen den Boden nicht erreichen z. B. Neohipparion (G). Das ist die Regel bei den pferdeartigen Tieren des Miozäns, z. B. Hypohippus (F), wo diese Zehen leicht den Boden berühren; der miozäne Miohippus (E) tritt mit drei Zehen auf und hat an den Vorderfüßen einen vierten Mittelhandknochen als Rest eines entsprechenden Fingers, und in Europa entspricht Anchitherium dieser Entwicklungsstufe — wie ja auch jetzt die pferdeartigen Tiere nicht auf ein enges Gebiet beschränkt sind, sondern in Europa, Asien und Afrika vorkommen. Der oligozäne Mesohippus (D) Amerikas und das Palaeotherium Europas besitzen vorn einen größeren Rest eines vierten Fingers (*V*). Orohippus (C) im jüngeren Eozän Amerikas und Hyracotherium in Europa, Tiere von tapirähnlichem Aussehen, haben vorn vier, hinten drei gutausgebildete Zehen. Der Eohippus (B) des mittleren Eozäns hat an den Vorderbeinen vier ausgebildete und einen rudimentären Finger, hinten drei Zehen und den Rest eines vierten Mittelfußknochens (*V*), und seine Vorfahren im älteren Eozän gehörten zu der Ordnung der Condylarthra, von deren Fußbau mit fünf Zehen an Vorder- und Hintergliedmaßen uns Phenacodus (A) eine Vorstellung gibt, der allerdings nicht direkt in die Ahnenreihe der Pferde gehört. Entsprechende Umwandlungen lassen sich am Schädelbau und am Gebiß verfolgen. Die Vergleichung der Größenverhältnisse in Abb. 38 zeigt, daß die weiter zurückliegenden Vorfahren des Pferdes immer kleiner werden.



Abb. 39. Archaeopteryx macrura Ow.
Versteinerung aus dem lithographischen Schiefer von Eichstätt.
sc Schulterblatt, *cl* Schlüsselbein, *co* Korakoid, *h* Oberarm, *r* Speiche und *u* Elle des Unterarms, *c* Handwurzel, *I II III IV* erster bis dritter Finger bzw. erste bis vierte Zehe.
Nach Dames aus Credner.

Schließlich finden sich unter den Versteinerungen hie und da auch Zwischenformen, die den Übergang zwischen jetzt getrennten Gruppen des Tierreiches vermitteln und damit als gewichtige Zeugen für die Umbildung der Arten gelten müssen. So ist

die silurische Echinodermenordnung der Cystideen durch Übergangsglieder mit den anderen Abteilungen der Echinodermen, soweit sie zusammenhängende fossile Reste hinterlassen haben, verbunden: mit den Haarsternen, den Seesternen, den Seeigeln und den ausgestorbenen Blastoideen. Ein Bindeglied zwischen Sauriern und Vögeln ist die berühmte Archaeopteryx aus dem oberen Jura, von der 1861 ein Exemplar bei Solnhofen, 1877 ein zweites bei Eichstätt gefunden wurde. Archaeopteryx (Abb. 39), die in der Größe zwischen Taube und Huhn steht, ist nach der Bildung des Schädels, der Rippen und der Hintergliedmaßen ein Vogel, und der Besitz eines wärmenden Federkleides läßt darauf schließen, daß sie Warmblüter war. An die Herkunft von den Sauriern erinnert jedoch die Zahnbewaffnung der Kiefer, die auch die Zahnvögel der Kreide noch beibehalten haben, ferner die Form des Beckens und vor allem die Beschaffenheit des Schwanzes. Bei den heutigen Vögeln ist der Schwanz kurz und besteht aus sechs Wirbeln und dem Endknochen, dem sogenannten Pygostyl, das entwicklungsgeschichtlich aus etwa sechs Wirbelanlagen verschmilzt; der Schwanz der Archaeopteryx dagegen ist eidechsenartig lang und hat 21 Wirbel.

d) Zeugnisse der Pflanzen- und Tierverbreitung.

Wenn die im System einander nahestehenden Formen von gemeinsamen Vorfahren abstammen, wie die Abstammungslehre behauptet, so wird zu erwarten sein, daß sie häufig in ihrer Verbreitung auf ein zusammenhängendes Gebiet beschränkt sind, das jener Vorfahr bewohnte, um so mehr wenn dieses Gebiet gegen andere durch scharfe Grenzen abgeschlossen ist oder doch lange abgeschlossen war. Die Bewohnerschaft solcher abgeschlossener Bezirke wird dann unter sich nahe verwandt sein.

Ein schönes Beispiel dafür, daß diejenigen Arten einer Gattung näher verwandt sind, die geographisch in engem Verband vereinigt sind, bietet die Helicidengattung Murella aus den Mittelmeerländern. Die Gattung ist durch die Beschaffenheit ihres Geschlechtsapparates gut charakterisiert. Man kann in ihr aber wiederum vier Untergattungen unterscheiden, die eine verschiedene Verbreitung haben: Murella im engeren Sinne bewohnt Sizilien, Opica Mittel- und Süditalien, Marmorana die tyrrhenischen Inseln und die tyrrhenische Küste bis Kap Circeo, und Tyrrheniberus das östliche Sardinien. Diese Untergattungen haben zwar vielfach ähnliche Gehäuse, sind aber in anatomischen Einzelheiten verschieden, deren augenfälligste die Gestalt des Liebespfeils ist (Abb. 40): bei den Siziliern hat er einen kreuzförmigen Querschnitt, bei den Süditalienern einen ankerförmigen, bei den Tyrrhenern einen x-förmigen, und bei den Sardiniern einen zweizinkigen.



Abb. 40. Querschnitte durch die Liebespfeile verschiedener Murella-Gruppen.
A Murella muralis Müll., *B* M. (Opica) strigata Fér., *C* M. (Marmorana) serpentina Fér., *D* M. (Thyrrheniberus) sardonia Marts. Nach P. Hesse.

Ein Gebiet, das sehr lange Zeit von aller Verbindung mit anderen abgetrennt war, ist Südamerika; ausgedehnte Ablagerungen aus der Kreidezeit und dem älteren Tertiär in Mittelamerika beweisen, daß in der Kreidezeit und bis zum Miozän ein breites Meer den südlichen Kontinent von Nordamerika trennte. Daher fällt eine enge Verwandtschaft innerhalb vieler Gruppen seiner Tierbevölkerung auf. Die Dreizehenstrauße oder Nandus (Rhea) z. B. sind in ihrem Vorkommen ganz auf Südamerika beschränkt; dort aber finden sich zwei einander nahestehende Arten dieser Gattung. Südamerika

beherbergt eigentümliche Echsen, die Leguane, die dort die gleiche Stelle ausfüllen wie die Agamen in der Alten Welt. Es gibt Baumleguane und Erdleguane, ebenso Baumagamen (Taf. 5) und Erdagamen. Die Baumbewohner unter den Leguanen und Agamen sind einander viel ähnlicher als den betreffenden Erdbewohnern: sie sind seitlich plattgedrückt und haben einen langen Schwanz. Die Erdbewohner dagegen sind mehr von oben nach unten zusammengedrückt und kurzschwänzig; sie sind ebenfalls untereinander ähnlicher als mit den Baumbewohnern (Abb. 41 und 42). Aber alle Leguane haben bestimmte anatomische Merkmale gemeinsam, ebenso alle Agamen: bei jenen stehen die Zähne auf dem Innenrande der Kiefer befestigt, sie sind pleurodont; bei diesen stehen sie auf der Kante der Kiefer, sie sind akrodont (Abb. 43). Die Erdleguane und Baumleguane sind also, trotz äußerer Unähnlichkeit untereinander näher



Abb. 41. Moloch horridus Gray, eine Erdagame aus Australien.

verwandt als mit den ihnen ähnlicheren Erdagamen bzw. Baumagamen. Die Erklärung dafür ist, daß eben die Leguane gemeinsamer Abstammung sind und ihren Entstehungsmittelpunkt in Südamerika haben, und ebenso die Agamen, die ausschließlich der östlichen Halbkugel angehören.

Die Entwicklung beschränkt verbreiteter Formenkreise am Orte ihres Vorkommens aus andersgestalteten Vorfahren wird noch wahrscheinlicher, wenn auch die versteinerten Reste verwandter Formen in ihrem Vorkommen auf das gleiche Gebiet beschränkt sind. Die katarhinen Affen z. B., von den altweltlichen anarhinen Affen durch die breite Nasenscheidewand und die größere Zahl der Lückzähne (Praemolaren) unterschieden, finden sich nur in Südamerika und den benachbarten Gebieten Mittelamerikas; fossile Katarhinen kommen aber auch nirgends sonst als in Südamerika vor, wo sie aus dem Pleistozän von Brasilien und dem älteren Tertiär Patagoniens bekannt sind. — Südamerika besitzt eine Anzahl Nagerfamilien, die nur dort gefunden werden, so die Hufpfötler (Subungulaten), zu denen das Meerschweinchen, das Kapybara und das Aguti

gehören, und die Lagostomiden, langschwänzige und im übrigen hasenartige Tiere. Fossile Reste, die diesen Familien angehören, werden in den tertiären Ablagerungen Brasiliens und Argentiniens zahlreich gefunden, aber auch nur hier. — Von Zahnarmen (Edentaten) beherbergt Südamerika eine Reihe von Gattungen, die zu einer Unterfamilie



Abb. 42. Phrynosoma cornutum Harl., ein Erdleguan aus Neu Mexiko.

(Xenarthra) zusammengefaßt werden: die Gürteltiere, Ameisenbären und Faultiere; altweltlich dagegen sind die Schuppentiere und Erdferkel, die die Unterfamilie Nomarthra bilden. Von diesen letzteren finden sich versteinerte Reste im Pleistozän Europas; Reste der Xenarthra kennt man dagegen vom Eozän an aus Südamerika, und erst im Pleistozän kommen auch einige in Mittel- und Nordamerika vor.

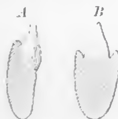


Abb. 43. Pleurodonte (A) und akrodonte (B) Befestigung des Zahns am (schraffierten) Kiefer.

Ähnliche Fälle, wie sie hier für die Säugerfauna Südamerikas zusammengestellt sind, gibt es zahlreiche. Erwähnt sei nur noch das Vorkommen eines sonderbaren Laufvogels, des Kiwi (Apteryx), der in zwei Arten auf Neuseeland beschränkt ist, wo auch alle ausgestorbenen Angehörigen der gleichen Familie, die Gattung Megalapteryx und 18 Arten der Gattung Dinornis gefunden werden.

Eine ganz besondere Stellung nimmt die Säugetierfauna Australiens ein, das seit Beginn der Kreidezeit von der Verbindung mit anderen Landmassen abgeschnitten ist. Außer den Kloakentieren, die durch Ameisenigel und Schnabeltier vertreten sind, gehören alle eingeborenen Säugetiere zu den Beuteltieren, von denen nur noch in Amerika Vertreter, die Beutelratten (Didelphyidae) leben. Früher waren die Beutler weit verbreitet, und ihre Reste finden sich zahlreich in den eozänen Ablagerungen Europas und Amerikas. Aber die jetzt nur in Australien vorkommenden Diprotodonten, die im Unterkiefer nur ein Paar Schneidezähne haben, sind auch schon vom Pleistozän

ab auf Australien beschränkt. Dort aber füllt die eine Ordnung der Beutler alle die Stellen im Naturhaushalt aus, die in anderen Gegenden von Angehörigen der verschiedensten Säugerordnungen eingenommen werden: als Fleischfresser lebt der Beutelwolf; Insektenfresser sind die Kusus; nach Art des Maulwurfes durchwühlt der blinde Notoryctes typhlops Stirl. den Boden nach Kleintieren; der Wombat mit mächtigem Nagergebiß vertritt die Nagetiere; die Känguruhs nehmen die Stelle der großen Pflanzenfresser ein. Die wahrscheinlichste Annahme ist, daß sich diese verschiedenen Typen an Ort und Stelle aus gemeinsamen Vorfahren entwickelt haben.

Ein unzweideutiges Zeugnis für die Abstammungslehre bietet auch die pflanzliche und tierische Bewohnerschaft pelagischer Inseln. Diese Inseln haben niemals einen Zusammenhang mit dem Festland gehabt, sondern haben sich von Anfang an selbständig über den Meeresspiegel erhoben, teils als Spitzen unterseeischer Vulkane, teils als Korallenbauten. Alle tragen sie gemeinsame Kennzeichen. Ihre Tierbevölkerung ist im ganzen spärlich. Landsäugetiere, mit Ausnahme der Fledermäuse, fehlen gänzlich; daß aber Säuger dort sehr wohl ihr Gedeihen finden, zeigen die vielen Fälle, wo Kaninchen, Ziegen oder Rinder, die auf solchen Inseln, z. B. Porto Santo, Kerguelen, Neu-Amsterdam, ausgesetzt wurden, sich dort reichlich vermehrt haben. Amphibien fehlen ebenfalls, Reptilien sind selten. Die Landtiere werden besonders durch Vögel, Fledermäuse, Insekten und Schnecken vertreten. Im allgemeinen erinnern Fauna und Flora an die des nächsten Festlandes; erstaunlich ist aber die Menge der endemischen, d. h. nur an diesem einen Fundorte vorkommenden Arten.

Es kann kein Zweifel sein, daß solche neu auftauchenden, noch unbelebten Inseln ihre Bevölkerung von auswärts, also von dem nächsten bevölkerten Landgebiet erhalten. Gerade das Fehlen von Landsäugern und Amphibien gibt dafür das beste Zeugnis; denn diese können die weite Seereise dorthin, etwa auf Treibholz, nicht überstehen; die fertigen Tiere würden ertrinken, und für die Eier der Amphibien ist Meerwasser Gift. Eher ist es denkbar, daß mit Treibholz in anhängender Erde die hartschaligen Eier der Reptilien den Weg machen. Von den Käfern auf St. Helena z. B. sind zwei Drittel Rüsselkäfer, deren Larven und Puppen oft in Holz leben; auch für sie dürfte Treibholz das Fahrzeug gewesen sein, ebenso für die Schnecken, die ihre Schale mit einem Schleimdeckel verschließen oder sich an Holz ansaugen können. Alle Flieger aber, Fledermäuse, Vögel und Fluginsekten gelangen teils aktiv dorthin, teils werden sie durch Stürme verschleppt.

Wie eine solche Besiedelung vor sich geht, ist für die Flora der kleinen Insel Krakatau 41 km westlich von Java neuerdings genauer untersucht. Im Mai 1883 wurde hier durch einen gewaltigen Vulkanausbruch alles Leben zerstört. Bei einem Besuch im Jahre 1886 fand Treub, der Direktor des botanischen Gartens in Buitenzorg auf Java, auf der Insel wieder 26 Gefäßpflanzen, nämlich 11 Tropenfarne und von Blütenpflanzen 9 Strandpflanzen und 6, die weiter ins Innere vorgedrungen waren. Ein zweiter Besuch 1897 zeigte, daß in der Zwischenzeit die Zahl der Gefäßpflanzen von 26 auf 62 gestiegen war; bei einem dritten Besuch im Jahre 1906 fanden sich 92 Arten Blütenpflanzen. Keine dieser Arten ist endemisch. Die meisten Samen der Blütenpflanzen wurden durch Meeresströmungen, und einige Samen, die in fleischigen Früchten stecken, durch fruchtfressende Vögel herüberbefördert. Bei Krakatau ging die Besiedelung wegen der Nähe belebter Gebiete sehr schnell vor sich. Je größer die Entfernung einer Insel von solchen Gebieten ist, um so langsamer und spärlicher muß die Besiedelung sein.

Je näher eine ozeanische Insel dem Festlande liegt um so geringer ist die Zahl der endemischen Arten auf ihr, um so mehr gleicht ihre Bewohnerschaft der des Festlandes.

Die Azoren, neun Vulkaninseln, die von der portugiesischen Küste etwa 1400 km entfernt sind, haben eine Fauna von durchaus europäischem Typus. Landwirbeltiere fehlen ganz; von den Vögeln ist einer endemisch, von den Mollusken etwa die Hälfte. Die Bermudas dagegen, zahlreiche Koralleninseln, die von Nordkarolina 1100 km abliegen, haben eine amerikanische Bevölkerung. Von Landwirbeltieren ist eine endemische Eidechsenart vorhanden; Vögel und Fledermäuse sind alle amerikanisch, dagegen ein Viertel der Mollusken endemisch.

Die Vulkaninsel St. Helena ist diesen Inseln gegenüber weit isolierter. Von Afrika ist sie 1800 km, von Südamerika 2900 km entfernt. Ihre Fauna ist viel spärlicher und zugleich viel eigentümlicher, d. h. reicher an endemischen Arten und Gattungen. Es ist nur ein Landvogel vorhanden, und dieser bildet eine endemische Art und hat seine Verwandtschaft in Afrika. Von 129 Käferarten sind 128 endemisch, und 25 der 39 Gattungen, auf die sich diese Käfer verteilen, kommen ebenfalls nur hier vor. Die 20 Landschnecken sind alle endemisch.

Eine weitere Steigerung dieser Eigentümlichkeiten ozeanischer Inseln finden wir bei den Hawaiischen Inseln. Sie bilden eine 900 km lange Linie von 13 größeren Vulkaninseln, die mehr als 3000 km von jedem Festland entfernt sind. Bodenbewohnende Landwirbeltiere sind nur zwei vorhanden; es sind Eidechsen, die einer endemischen Gattung angehören. Die 16 Landvögel sind alle endemisch; sie gehören zu 10 endemischen Gattungen, von denen 5 wieder eine endemische Familie bilden. Ganz besonders interessant sind die Landmollusken. Abgesehen von den Achatinellen, die eine endemische Gattung mit 9 Untergattungen bilden, kommen 92 Arten von ihnen vor, die alle, außer einer eingeschleppten Helix-Art, endemisch sind. Eine der Gattungen, Carelia, ist endemisch und auf die Insel Kauai, die älteste des Archipels, beschränkt. Die nur auf diesen Inseln vorkommenden Achatinellen (Abb. 44) aber sind in sehr großer Artenzahl vorhanden — man zählt verschieden; nach Baldwin sind es 353 Arten. Die Untergattungen Bulimella und Helicterella mit je 30—35 Arten sind der Insel Oahu eigen, auf der wieder die Untergattung Newcombia fehlt. — Von den 729 auf den Inseln gefundenen Pflanzenarten sind 575 endemisch, von den Gattungen, zu denen sie gehören, sind 40 den Inseln eigen.



Abb. 44. Achatinellen von den Hawaiischen Inseln.
A Partulina dwightii Newc., *B* Achatinellastrum mighelsiana Pfr., *C* Laminella helvina Baldw., *D* Newcombia perkinsi Sykes, *E* Amastra bullata Baldw.
Nach Borcherding.

Je gründlicher also eine altbevölkerte ozeanische Insel isoliert ist, um so eigenartiger ist ihre Flora und Fauna. Das häufige Vorkommen endemischer Formen ist nur verständlich, wenn wir annehmen, daß sie sich an Ort und Stelle entwickelt haben durch Umbildung anderer, von auswärts hierher gelangter Wesen. Von den Arten, die zusammen eine endemische Gattung bilden, müssen wir gemeinsame Abstammung von einem hierher verschlagenen Vorfahren annehmen. Inseln, die dem Lande näher liegen, werden von dort oft Gäste erhalten, besonders Flugtiere; diese werden sich dann mit den schon dort angesiedelten Artgenossen mischen und dadurch etwa beginnende Abweichungen von der Stammart immer wieder ausgleichen. Für Schnecken z. B. ist die Reise viel weniger leicht; es wird also eine Vermischung mit unveränderten Stücken der Stammart viel

seltener stattfinden: daher stellen die Schnecken auf den Azoren und Bermudas die größte Zahl der endemischen Tierarten. Je weiter die Inseln aber von ihren Lebensquellen abliegen, um so seltener werden besonders Tiere unversehrt zu ihnen gelangen, um so ungestörter geschieht die Umbildung ihrer Bevölkerung. So konnte es kommen, daß sich auf St. Helena endemische Gattungen, auf den Hawaiischen Inseln sogar endemische Familien bildeten. Die Annahme, daß die Arten umwandlungsfähig sind, erklärt uns also die Besonderheit der Inselbevölkerungen auf das befriedigendste; die Annahme der Artbeständigkeit würde uns vor große Rätsel stellen.

E. Die Stammesentwicklung der Tiere.

Alle die angeführten Tatsachen aus den verschiedenen Gebieten der Biologie und noch unendlich viele andere weisen also in gleicher Richtung; alle finden gleicherweise ihre völlige Erklärung durch die Annahme, daß die jetzt lebenden Arten nicht von Anfang an bestehen, sondern durch Umbildung aus andersgestaltigen Vorfahren entstanden sind. Die Abstammungslehre kann durch diese Zeugnisse für fest begründet erachtet werden.

Was man aus den angeführten und ähnlichen Tatsachen nicht ohne weiteres beantworten kann, das ist die Frage, wie weit die Abstammung sich erstreckt. Die vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Betrachtung läßt uns zwar folgern, daß alle Wirbeltiere, alle Ringelwürmer, alle Coelenteraten usw. gleichen Stammes sind. Daß aber die einzelnen Stämme wiederum untereinander verwandt sind, das ist eine Folgerung, für die wir keinen so starken Beweis haben, die wir aber aus theoretischen Gründen konsequenterweise ziehen werden. Wenn wir bereit sind, anzuerkennen, daß alle Wirbeltiere sich von einem Urwirbeltiere aus entwickelt haben, so ist kein Grund vorhanden, für dieses niederste Wirbeltier nun eine Sonderstellung anzunehmen, zu glauben, daß es nicht von andersgestaltigen Vorfahren abstamme, daß es keine Verwandtschaften habe. Wollen wir nicht das Wunder einer Schöpfung der einzelnen Typen zu unserem Ausgangspunkte machen, so bleibt uns nur die Annahme übrig, daß alle pflanzlichen und tierischen Lebewesen wieder von gemeinsamen Vorfahren, zuletzt von einzelligen Wesen und in allerletzter Linie von einer lebenden Substanz einfachster Organisation abstammen. Wenn uns schließlich die Annahme, daß die von uns jetzt beobachtbaren Naturvorgänge zu einem spontanen Entstehen lebender Substanz, zu einer „Urzeugung", führen können, nicht zu Widersprüchen führt, so ist eine solche Annahme natürlich dem Einführen des Wunders einer Schöpfung, eines Eingriffs übernatürlicher Kräfte vorzuziehen.

Die Entstehung des Lebens auf der Erde durch Urzeugung ist eine Annahme, für die wir keinerlei Zeugnisse ins Feld führen können. Eine folgerechte Durchführung der Abstammungslehre wird sie jedoch fordern. Durch die Versuche Pasteurs ist freilich nachgewiesen, daß in gut sterilisierten Substanzen, wie Heuabkochungen oder Fleischsaft, eine Entstehung von Lebewesen, wie wir sie kennen, nicht stattfindet, auch nicht der niedrigsten. Aber wir haben guten Grund für die Annahme, daß es Lebewesen von so geringer Größe gibt, daß sie sich unserer Beobachtung völlig entziehen; die noch unbekannten Erreger mancher ansteckenden Krankheiten, wie Masern und Scharlach, gehören vielleicht daher. Und daß Wesen von solch winziger Größe und von größter Einfachheit des Aufbaues unter gewissen Bedingungen unmittelbar aus leblosen, nicht organisiertem aber wohl schon organischem Stoff entstanden sein können, darf als eine Möglichkeit betrachtet werden, deren Annehmbarkeit durch die obigen theoretischen

Erwägungen steigt. Vielleicht konnte solche Urzeugung nur in Zeiten stattfinden, wo auf der Erde noch andere Bedingungen herrschten als jetzt: als unser Gestirn sich so weit abgekühlt hatte, daß Wasser in flüssigem Zustande sich auf der Oberfläche halten konnte, als die Temperatur noch höher, die Atmosphäre mit Wasserdampf gesättigt und reicher an Kohlensäure war, als vielleicht auch elektrische Entladungen in der meist wolkenbehangenen Luft viel häufiger und heftiger waren als jetzt. Es mögen unter solchen Bedingungen organische Verbindungen verschiedener Art entstanden sein; dauernd halten konnten sich natürlich nur solche, denen durch ihre Zusammensetzung zugleich die Fähigkeit gegeben war, durch Aufnahme anorganischer Stoffe ihresgleichen zu bilden, d. h. zu assimilieren. Die Bildung anderer organischer Substanzen mußte aufhören, sobald die Bedingungen ihrer spontanen Entstehung nicht mehr vorhanden waren; assimilationsfähige organische Substanzen dagegen konnten sich durch Wachstum vermehren und so auch ohne stetig neue Urzeugung fortdauern.

Wir müssen darauf verzichten, hier auszumalen, wie aus solchen assimilierenden organischen Substanzen die niedrigsten uns bekannten Lebewesen entstanden sein können. Die Anhaltspunkte, die sich für eine solche Schilderung bieten, sind so spärlich, daß fast nichts anderes als ein Spiel der Phantasie dabei herauskäme. Wohl aber soll versucht werden, die Verwandtschaftsbeziehungen innerhalb der Tierwelt in Gestalt einer Skizze ihrer Stammesentwicklung in kurzen Zügen darzulegen. Das soll uns zugleich eine Einführung in die Fülle der Formen geben, die uns weiterhin beschäftigen werden. Die Ansichten über die Verwandtschaft der Tiergruppen gehen allerdings in vielen Punkten noch sehr auseinander. Daher kann unsere Darstellung der Stammesgeschichte der Tierwelt keinen Anspruch auf objektive Gültigkeit machen; es soll jeweils nur eine der vielen Meinungen vorgetragen, und nur hie und da können andere Möglichkeiten angedeutet werden.

Wenn wir die Verwandtschaftsbeziehungen unter den Tieren ermitteln wollen, so sind wir durchaus auf die Morphologie der ausgestorbenen und noch lebenden Tierarten angewiesen. Neben der vergleichenden Anatomie, die die Ähnlichkeiten im Bauplan der fertigen Tiere nachweist, kommt vor allem die vergleichende Entwicklungsgeschichte in Betracht. Es wurde schon oben erwähnt, daß die Tiere bei ihrer Entwicklung vom Ei bis zur Geschlechtsreife häufig Umwege machen, die wenigstens teilweise historisch gedeutet werden müssen. Bei diesen Umwegen durchläuft ein Tier oftmals Zustände, die denen ähnlich sind, auf denen in einer früheren Zeit seine Vorfahren zeitlebens stehen blieben. Die unsymmetrischen Schollen z. B. (Abb. 45), bei denen die beiden Augen auf einer Seite des Kopfes sitzen, schlüpfen als ganz symmetrische Fischchen aus dem Ei; sie schwimmen frei umher, und erst allmählich nehmen sie die Lebensweise der fertigen Tiere an, die, auf einer Seite liegend, am Boden des Wassers ruhen und auf Beute lauern. Mit dieser Umwandlung der Lebensweise tritt eine Abflachung des Körpers ein, und zugleich wandert das eine Auge über die Rückenseite des Kopfes auf die andere Körperseite hinüber (Abb. 46). Es kann kein Zweifel sein, daß die Schollen von symmetrisch gebauten Fischen abstammen; sie durchlaufen also in ihrer symmetrischen Jugendform einen Zustand, den ihre Vorfahren zeitlebens beibehielten. Eine solche Wiederholung von Ahnenzuständen ist von Haeckel Palingenese genannt worden.

Wenn die Vererbung der Ahnenzustände regelmäßig und vollständig aufträte, so müßte ein Individuum in seinen verschiedenen Entwicklungsstufen nacheinander die Zustände seiner ganzen Vorfahrenreihe vorführen; die Einzelentwicklung wäre dann eine abgekürzte Wiederholung der Stammesentwicklung. Doch läßt sich eine solche Wiederholung

nirgends auch nur in annähernder Vollständigkeit nachweisen. Überall sind Abkürzungen der Entwicklung eingetreten, bald in geringerer, bald in größerer Ausdehnung. In manchen Fällen, wie beim Flußkrebs oder bei den Tintenfischen, sind die Umwege gänzlich fortgefallen, und die Entwicklung ist eine ganz direkte. Vor allem aber ist die Ähnlichkeit eines Embryonalzustandes mit dem fertigen Zustande eines Vorfahren häufig dadurch sehr beeinträchtigt, daß das betreffende Entwicklungsstadium gar nicht zu freiem Leben geeignet ist. Wenn z. B. manche Insektenembryonen an allen ihren Segmenten Anlagen von Gliedmaßen aufweisen (Abb. 47), so sind sie in dieser Eigenschaft zwar einem vielfüßigen, gleichmäßig segmentierten Vorfahren ähnlich; ihr sonstiges Aussehen aber weicht so völlig von dem Bilde eines solchen ab, daß wir nicht zu entscheiden vermögen, ob dieser Vorfahr ein Krebs oder ein Tausendfüßer war; ja selbst die Beinanlagen, die die

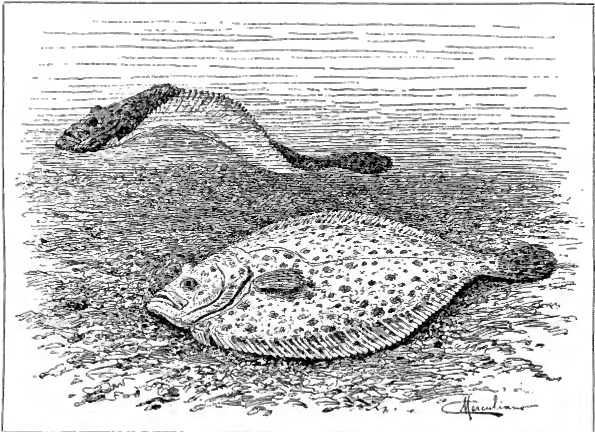


Abb. 45. Scholle (*Rhombus maximus* L.), vorn am Boden liegend, im Hintergrund schwimmend.

Ähnlichkeit bedingen, sind nicht etwa gegliederte bewegliche Anhänge, sondern kleine ungegliederte Knöpfchen, die gar nie einer Bewegung fähig sind. Es treten auch nebeneinander an einem Entwicklungsstadium Eigenschaften auf, die zwar palingenetisch sind, aber nicht in solcher Weise zugleich bei einem Vorfahren vorhanden waren; die Trochophoralarve der Muscheln z. B. (Abb. 61), die im allgemeinen an eine rädertierähnliche Entwicklungsform erinnert, besitzt schon die zweiklappige Schale, die für die Muscheln charakteristisch ist. Die Wiederholung stammesgeschichtlicher Erinnerungen während der Entwicklung ist also sehr unvollkommen; sie bieten sich nicht von selbst unzweideutig dar, sondern bedürfen der Deutung, die durchaus nicht immer zweifellos ist.

Andererseits treten nicht selten auch Entwicklungszustände auf, die unmöglich die Wiederholung eines Vorfahrenzustandes sein können. So kann man sich kein Tier denken, das zeitlebens auf dem Zustande einer Schmetterlingspuppe beharrte, fast ohne Bewegung, gänzlich ohne Nahrungsaufnahme, umgeben von einer festen Hülle ohne Mund- und

Afteröffnung. Die Embryonen der Reptilien, Vögel und Säuger ferner sind in einen zarten, mit Flüssigkeit erfüllten Sack, das Amnion, eingehüllt (Abb. 48), der mit dem Embryo in unmittelbarem Zusammenhang steht und sich gleichfalls aus dem Material des Eies entwickelt; in einem gewissen Zustande ragt aus ihrem Bauche eine mit

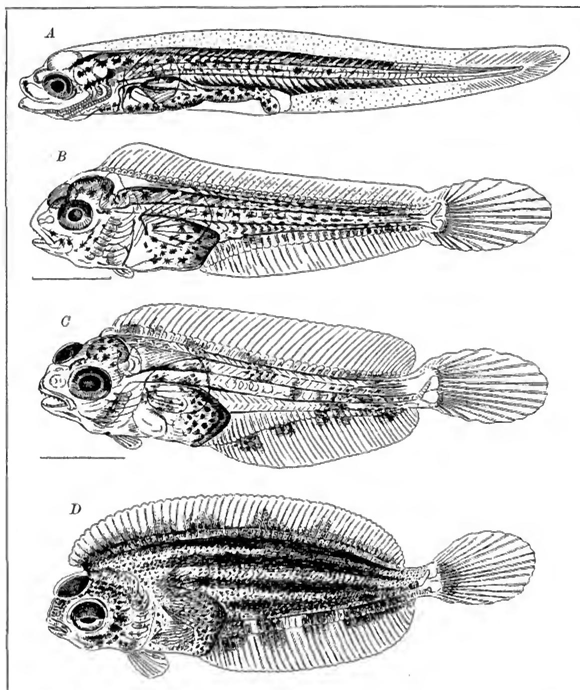


Abb. 46. Metamorphose einer Scholle (*Pseudorhombus melanogaster* Stein.).
A Symmetrisches Jugendstadium, 6 Tage nach dem Ausschlüpfen; bei *B* beginnt das Herüberwandern des rechten Auges auf die linke Seite, ist bei *C* weiter fortgeschritten und bei *D* vollendet. Nach A. Agassiz.

Exkretstoffen erfüllte häutige Blase, die Allantois, eine Ausstülpung des Darmkanals. Niemand wird die Annahme vertreten wollen, daß mit Amnion und Allantois Zustände wiederholt würden, die bei den Vorfahren dieser Tiere einmal dauernd bestanden. Das Amnion bildet eine Schutzeinrichtung für den Embryo; die Allantois ist eine vergrößerte embryonale Harnblase, und ihre Wand mit reichlicher Blutversorgung dient bei Reptilien und Vögeln zeitweise als Atmungsorgan, bei den Säugern auch noch als Organ der

Nahrungsaufnahme. Beides sind vergängliche embryonale Anpassungsgebilde, die nur für den Embryo ohne Ortsbewegung einen Sinn haben; bei einem freibeweglichen Tiere wären sie undenkbar. Derartige Umwege in der Entwicklung können also nicht die Wege der Artumbildung widerspiegeln; sie sind nicht historisch zu deuten. Haeckel bezeichnet sie im Gegensatz zu den palingenetischen Entwicklungszuständen als cenogenetisch.

Wenn man also den Entwicklungsgang eines Tieres benutzt, um dessen Stammesgeschichte daraus zu erschließen, so ist strenge Kritik geboten. Es muß untersucht werden, ob die in Betracht kommenden Entwicklungszustände oder einzelne Eigenschaften derselben wirklich palingenetisch sind, oder ob sie als cenogenetisch aufgefaßt werden müssen. Als palingenetisch können sie besonders dann gelten, wenn sie in ihrem Bau dem fertigen Zustand jetzt noch lebender Tiere vergleichbar sind, deren Verwandtschaft mit dem betreffenden Tiere auch durch andere Gründe wahrscheinlich gemacht wird: so erinnert die vorübergehende Vielfüßigkeit von Insektenembryonen an die Tausendfüße oder an gemeinsame krebsartige Vorfahren der Insekten und Tausendfüße, oder die Symmetrie der jungen Schollen gleicht den Bauverhältnissen der übrigen Fische. Cenogenesen jedoch liegen dann vor, wenn die dauernde Existenz eines fertigen Tieres, das mit den Eigenschaften eines solchen Embryonalzustandes ausgestattet wäre, nicht denkbar oder doch nicht wahrscheinlich ist, wie beim Puppenzustand der Insekten oder den Embryonalhüllen der höheren Wirbeltiere.

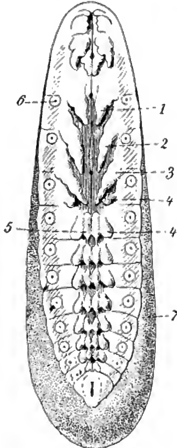


Abb. 47. Embryo des Kolbenwasserkäfers (Hydrophilus). 1—3 Anlagen der drei Brustgliedmaßen; 4 Anlagen der Hinterleibsgliedmaßen; 5 Ganglienknoten der Bauchganglienkette; 6 Stigma; 7 Dottermasse. Nach Heider.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die einzelligen Tiere, die Protozoën, gegenüber den vielzelligen, den Metazoën, den ursprünglicheren Zustand darbieten, und daß die Vielzelligen von Einzelligen abstammen. Dafür spricht auch das Zeugnis der Entwicklungsgeschichte: alle vielzelligen Tiere ohne Ausnahme durchlaufen in ihrer Entwicklung als befruchtetes Ei den einzelligen Zustand, auf dem ihre Protozoënvorfahren dauernd stehenblieben. Erst durch zahlreiche aufeinander folgende Zellteilungen bildet sich aus dieser einen Zelle die Menge der Einzelteile, die den Körper eines Metazoons zusammensetzen. Keine andere Entwicklungsstufe kehrt so ausnahmslos allgemein wieder wie der Einzelligenzustand der Metazoën.

Unter den Protozoën müssen wir wiederum diejenigen als die ursprünglichsten ansehen, an deren Zelleib die wenigsten Differenzierungen aufgetreten sind: die Wurzelfüßer oder Rhizopoden. Es sind nackte Zellen, bei denen die Bewegung und Nahrungsaufnahme nicht mit Hilfe ständiger Zellorgane, sondern durch einfache veränderliche Ausläufer des Protoplasmakörpers, die Scheinfüßchen (Pseudopodien), geschieht. Die Scheinfüßchen sind bei den einfachsten Formen lappig, bei anderen fadenartig oder netzartig. Die Formveränderlichkeit der Zelle tritt am auffälligsten bei den Amöben (vgl. Tafel 7) und ihren Verwandten entgegen; doch kann sie auch durch chitinige oder aus Fremdkörpern gebaute Gehäuse (Arcella, vgl. Tafel 7, Difflugia) beschränkt werden. Gehäuse von mannigfaltigster Gestalt, meist aus kohlensaurem Kalk, seltener aus Sand besitzen die auf das Meer beschränkten Foraminiferen, die durch oft netzförmig anastomosierende Schein-

füßchen gekennzeichnet sind. Beständiger sind die Scheinfüßchen bei den Sonnentierchen (Heliozoën) und bei den Strahlentierchen (Radiolarien), wo sie strahlenartig von dem meist kugligen, vakuolenreichen Zellkörper ausgehen. Bei den Strahlentierchen ist die Differenzierung noch insofern fortgeschritten, als ein innerer Teil der Zelle mit dem Kern durch die durchbrochene sogenannte Zentralkapsel von einem äußeren Teil getrennt ist; meist besitzen sie außerdem ein wunderbar kompliziertes, die Zelle durchsetzendes Skelett, das aus Kieselsäure, bei einer Gruppe aus schwefelsaurem Strontium besteht (Abb. 102).

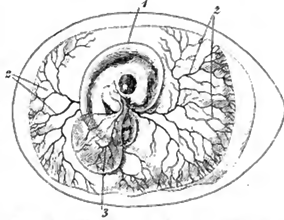


Abb. 48. Hühnchen im Ei am fünften Bebrütungstage. Der Embryo ist von dem Amnion (1) umhüllt und liegt dem Dottersack auf, in dessen Wand sich Blutgefäße (2) erstrecken (Dottersackkreislauf). Aus der Bauchseite des Embryo ragt die Allantois (3) heraus, ebenfalls mit Blutgefäßen versorgt. Natürl. Größe. Nach Duval.

Mit den Wurzelfüßern scheinen die Geißeltierchen (Flagellaten) verwandt zu sein; ja man kann sie sogar als noch primitiver betrachten wegen ihres unmittelbaren Anschlusses an die Bakterien, die in ihrer Organisation tiefer stehen, aber in Geißeln und Zellmembran ähnliche Differenzierungen wie die Geißeltierchen besitzen. Sie sind durch den Besitz eines oder zweier, selten zahlreicherer, schlanker und sehr beweglicher Fortsätze ausgezeichnet, der Geißeln, die ihnen ein freies Umherschwimmen im Wasser gestatten. Es gibt zwischen Wurzelfüßern und Geißeltierchen geradezu Übergänge, die sich auf fester Unterlage amöbenartig mit Hilfe von Scheinfüßchen bewegen, daneben aber eine Geißel besitzen, mit der sie schwimmen können, z. B. Mastigamoeba (Abb. 49). Ein andres Protozoon, Dimorpha mutans Grbr. (Abb. 50), verändert seine Körpergestalt derart, daß es in verhältnismäßig kurzer Zeit aus der Form eines Geißeltierchens in die eines Sonnentierchens übergeht und umgekehrt. Außerdem treten flagellatenartige freischwimmende Durchgangsstufen in der Entwicklung mancher Wurzelfüßer auf, was sehr für die nahe Verwandtschaft der beiden Gruppen spricht. Neben der ursprünglichen Form der Geißeltierchen, wie sie solchen geißeltragenden Schwärmern entspricht und unter anderen durch Euglena (vgl. Tafel 7) und Phacus (Abb. 51 A) vertreten wird, gibt es noch höher differenzierte Formen: bei den einen, den Choanoflagellaten (Abb. 51 B), ist der Grund der Geißel von einem trichterförmigen protoplasmatischen Kragen umgeben; andere, die Dinoflagellaten (Abb. 51 C), besitzen eine derbe, panzerartige Kutikula mit einer Ringfurche, in der die eine der beiden Geißeln ruht; schließlich sind die merkwürdigen Cystoflagellaten zu erwähnen, deren durch Zellsaft aufgetriebenen Leib das

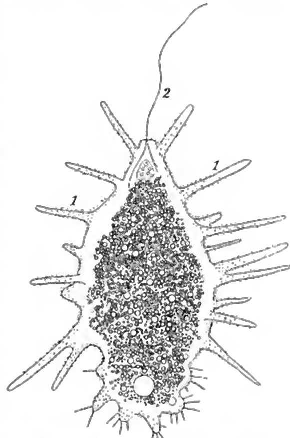


Abb. 49. Mastigamoeba aspera F. E. Sch. 1 Pseudopodien; 2 Geißel. Nach F. E. Schulze.

Protoplasma in netzförmigen Strängen durchzieht wie bei Pflanzenzellen; zu ihnen gehört das leuchtende Geißeltierchen unserer Meere, Noctiluca (Abb. 51 D). All das sind Abzweigungen vom Stamme der eigentlichen Geißeltierchen; zu diesen sind auch die koloniebildenden Geißeltierchen, die Volvocineen, zu rechnen, auf die wir unten noch zu sprechen kommen.

Mit Wurzelfüßern und Geißeltierchen sind auch die schmarotzenden Sporozoën verwandt; in ihrem Fortpflanzungszyklus treten häufig amöboide und geißeltragende Entwicklungsstufen auf, die für diese Beziehungen Zeugnis geben. Hierher gehören z. B. die Gregarinen, die Coccidien, der Malariaerreger (Plasmodium malariae Lav.) und andere Blutparasiten, der Erreger der Pebrinekrankheit bei Seidenraupen (Nosema bombycis Naeg.) und viele andere.

Gegenüber der engen Verwandtschaft, die diese drei Klassen der Protozoën, die Wurzelfüßer, Geißeltierchen und Sporozoën, bindet, stehen die Wimperinfusorien oder Ciliaten mehr abseits. Amöben- oder flagellatenartige Entwicklungsstufen kommen bei ihnen nicht vor; eher könnte man das dichte Wimperkleid, das ihren Körper bedeckt, von der Ausrüstung vielgeißliger Flagellatenformen wie Multicilia (Abb. 52) ableiten. In ihnen ist die Differenzierung der Einzelzelle durch Arbeitsteilung zwischen ihren Abschnitten zu einer wunderbaren Höhe gesteigert. Der Kern ist in einen hinfälligen Stoffwechselkern, den Großkern, und in einen ausdauernden Fortpflanzungskern, den Kleinkern, geteilt; für die Nahrungsaufnahme ist ein besonderer Zellmund, für die Entleerung der Reste ein Zellafter vorhanden; die Exkretion bewirkt eine oft kompliziert gebaute kontraktile Vakuole; muskelartige kontraktile Bänder gestatten häufig eine ausgiebige Gestaltveränderung. Überaus wechselnd ist vor allem die Bewimperung. Nur bei der ursprünglichsten Ordnung der Infusorien, den Holotrichen (z. B. Paramaecium, vgl. Tafel 7), ist sie auf der ganzen Oberfläche gleichartig. Von ihnen leiten sich einerseits die Heterotrichen ab, mit größeren Wimpern in der Umgebung des Mundes (z. B. Stentor, vgl. Tafel 7), andererseits die nur teilweise bewimperten Formen, wie die Hypotrichen (z. B. Stylonychia, vgl. Tafel 7), bei denen die Rückenseite frei von Wimpern ist, während diese auf der Bauchseite zu griffelartigen Gebilden verschmolzen sind, und die Peritrichen (z. B. Vorticella, vgl. Tafel 7 und Carchesium, Abb. 12), wo sich die Wimpern meist auf den Umkreis der Mundöffnung beschränken. Mit den Wimperinfusorien sind die im fertigen Zustand wimperlosen Sauginfusorien oder Suktorien (z. B. Acineta, vgl. Tafel 7) verwandt, wie aus dem Auftreten eines bewimperten Entwicklungszustandes bei ihnen geschlossen werden darf.

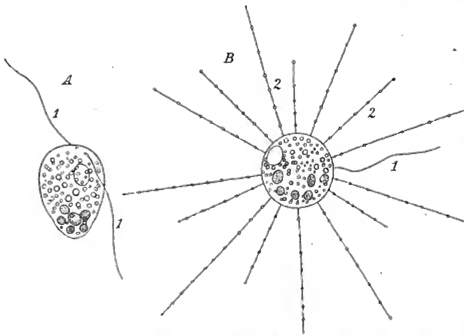


Abb. 50. Dimorpha mutans Grbr.; das gleiche Individuum im Flagellatenzustand (A) mit Geißeln (1), und 2 Minuten später im Heliozoënzustand (B) mit Pseudopodien (2) und einer Geißel (1), die auch noch eingezogen werden kann. Nach Gruber.

Der weitere Fortschritt geht nicht von den höchstdifferenzierten Protozoën, den Wimperinfusorien, aus; sie sind mit der weitgetriebenen Arbeitsteilung innerhalb der Zelle gleichsam in eine Sackgasse geraten. Der Übergang von den Protozoën zu den

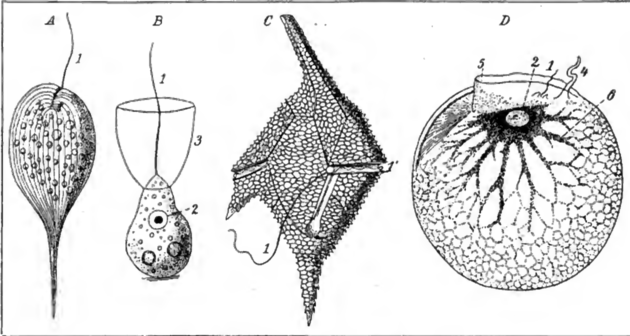


Abb. 51. Verschiedene Typen von Geißeltierchen.

A Euflagellat (Phacus longicaudus Ehrbg.); *B* Choanoflagellat (Monosiga consociatum Kent); *C* Dinoflagellat (Ceratium cornutum Ehrbg.); *D* Cystoflagellat (Noctiluca miliaris Sur.). *1* Geißel; *2* Kern; *3* Kragen; *4* Bandgeißel; *5* Mundöffnung; *6* vom Zentralplasma ausstrahlende verästelte Plasmastränge.

Metazoën wird durch Protozoënkolonien vermittelt, und zwar durch Kolonien von Geißeltierchen. Diese Tierchen vermehren sich, wie die Protozoën meistens, durch fortgesetzte Zweiteilung. Wenn nun die Individuen, die durch mehrere aufeinander folgende Teilungen aus einem Flagellaten entstehen, sich nicht voneinander trennen, sondern vereinigt bleiben, oft von einer gemeinsamen Gallerthülle umschlossen, so entsteht eine vielzellige Flagellatenkolonie, die aus 16, 32, 64 und noch mehr Einzeltierchen bestehen kann (z. B. Pandorina, Abb. 11). Solche Kolonien haben mit vielzelligen Tieren nur die größere Zahl der verbundenen Zellen gemein; es fehlt ihnen aber die verschiedenartige Ausbildung der Zellen, die Arbeitsteilung zwischen ihnen. Diese begegnet uns jedoch in einer Flagellatenkolonie, die als Kugeltierchen beschrieben wurde und den wissenschaftlichen Namen Volvox (Abb. 13 S. 35) trägt. Die Einzelzellen dieser Kolonie bilden die Wand einer Hohlkugel, die durch den Schlag der Geißeln im Wasser fortgetrieben wird. Von den Zellen der Kolonie sind die meisten in gleicher Weise an der Bewegung und Ernährung des Ganzen beteiligt. Die wenigen Zellen, die nicht daran teilnehmen, sind Fortpflanzungszellen; sie wachsen stärker als die übrigen und

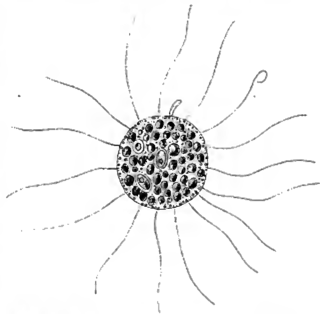


Abb. 52. Multicilia lacustris Lauterborn, ein Flagellat mit zahlreichen Geißeln. Nach Lauterborn.

werden entweder zu sogenannten Parthenogonidien, die sich ohne weiteres durch Teilung zu neuen Kolonien umwandeln, oder sie bilden teils große eiartige Zellen, teils zerfallen sie in zahlreiche kleine spermatozoënartige Zellen, und es wird durch Verschmelzung eines „Eies“ mit einem „Spermatozoon“ der Grund zu einer neuen Kolonie gelegt. Für die Fortpflanzung der Art kommen nur diese Zellen, nicht aber die Allgemeinheit der anderen Zellen in Betracht, die vielmehr zugrunde gehen, ohne Nachkommen zu bekommen. Durch derartige Arbeitsteilung ist Volvox gleichsam das Urbild eines Metazoons.

Es gibt nun zwar kein vielzelliges Tier, das dauernd auf dem Zustande von Volvox stehenbleibt. Aber in der Entwicklung der Metazoën ist ein Volvox-ähnlicher Zustand sehr weit verbreitet: es ist die sogenannte Blastula (Abb. 53 A). In fast allen Tierkreisen kehren Blastulastadien wieder, Hohlkugeln mit einer aus gleichartigen geißeltragenden Zellen gebildeten Wandung: allgemein ist sie bei den Coelenteraten und Stachelhäutern verbreitet, man findet sie bei vielen Würmern und manchen Weichtieren, auch manche Krebse zeigen sie, und in dem höchststehenden Tierkreis, unter den Chordatieren, begegnet sie uns bei

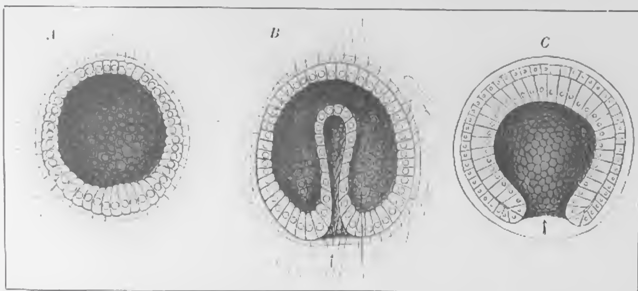


Abb. 53. Blastula (A) und Gastrula (B) eines Schlangensterns (Ophioglypha) und Gastrula (C) des Amphioxus (Branchiostoma). Der Pfeil zeigt auf den Urmund, der in den Urdarm führt. A und B nach Selenka, C nach Hatschek.

den Seescheiden (Ascidien) und bei Amphioxus. Wo aber eine solche Volvox-artige typische Blastula nicht vorkommt, da zeigen sich Entwicklungsstufen, die ihr entsprechen; die Ausbildung eines gleichzelligen Blastulastadiums ist dann durch die große Menge von Nahrungsdotter im Ei verhindert; die Blastula vieler Gliederfüßler, deren ganzer Hohlraum mit Dottermasse erfüllt ist, läßt sich leicht auf die gewöhnliche Blastula zurückführen, und ebenso die Blastula des Frosches, an deren einem Pole die Zellen ungemein groß und dotterreich sind und dadurch den Hohlraum verengen und zur Seite drängen.

Die Blastula wandelt sich aber überall im Verlaufe der Weiterentwicklung in einen doppelwandigen Keim um, die sogenannte Gastrula, und zwar geschieht dies meist durch Einstülpung: durch besondere Wachstumsverhältnisse scheinen sich die Spannungen in der hohlkugligen Blastulawand derart zu ändern, daß an einer Seite die Zellen in den Hohlraum hineingedrückt werden, und der eingestülpte Bezirk wächst dann meist weiter hinein, bis er sich der äußeren, nicht eingestülpten Wandung völlig anlegt. So wird aus der Hohlkugel ein doppelwandiger Becher (Abb. 53 B und C). Der eingestülpte Zellbezirk begrenzt einen Hohlraum, den Urdarm oder das Blastocoel; die Einstülpungsöffnung bildet den Urmund. Die beiden Zellenlagen werden als Keimblätter bezeichnet; die

Zellen des äußeren Keimblattes oder Ektoderms besorgen die Fortbewegung und Orientierung, die des inneren Keimblattes besorgen die Ernährung der Gastrula. Ein solch einfacher vielzelliger Organismus, dessen Wand nur aus zwei Keimblättern besteht, ist das Urbild des Tierkreises der Coelenteraten.

Die stammesgeschichtliche Umbildung eines Volvox- oder blastulaähnlichen Tieres in ein Wesen vom Bau der Coelenteraten oder der Gastrula kann man sich etwa so denken: Ursprünglich nehmen alle Zellen der Oberfläche in gleicher Weise an Bewegung und Ernährung teil. Das ändert sich, sobald ein solches Kugeltierchen sich nicht mehr wie Volvox nach allen Richtungen um seinen Mittelpunkt dreht, sondern um eine feste Achse, und sich daher mit einem Pole voran bewegt. Durch den nach hinten gerichteten Schlag der Wimpern wird dann eine Wasserströmung verursacht, wodurch die Nahrungsteilchen an den hinteren Pol getrieben werden; dort kommen sie in verhältnismäßig ruhiges Wasser und sammeln sich an. Die Zellen des hinteren Poles haben daher günstigere Ernährungsbedingungen als die übrigen; sie wachsen schneller, und ihre Größenzunahme führt die Spannungsverhältnisse herbei, die den Grund für die Einstülpung bilden. Mit Beginn der Einstülpung werden die Ernährungsbedingungen noch weiter verbessert, da die herangestrudelten Nahrungsteilchen jetzt in ein geschütztes Reservoir aufgenommen werden, und so hält das stärkere Wachstum an, bis die Urdarmwand sich der äußeren Wand ganz anlegt.

Die Coelenteraten oder Hohltiere verharren auf einem gastrulaähnlichen Zustand insofern, als ihr Körper sich nur aus zwei Keimblättern aufbaut, während bei allen übrigen Metazoën deren drei vorhanden sind. Die typischen Vertreter der Coelenteraten sind die Nesseltiere oder Knidarier, so genannt, weil viele Zellen ihres äußeren Keimblattes eine Nesselkapsel enthalten, ein Drüsenbläschen mit ausstülpbarem Faden und giftigem Inhalt, das als Waffe dient. Zu der einfach sackförmigen Gestalt der Gastrula kommen aber auch bei den einfachsten Coelenteraten wie dem Süßwasserpolypen Hydra (Abb. 18 und Tafel 10) noch Tentakeln, die den Mund umstehen; sie sind Ausstülpungen der Leibeswand, die sich aus beiden Keimblättern zusammensetzen. Der Mund bleibt, wie bei der Gastrula, die einzige Öffnung des Darmes; ein gesonderter After fehlt. Die Klasse der Nesseltiere zerfällt in zwei Abteilungen, die Hydrozoën und Scyphozoën; in jeder derselben begegnen wir zwei Grundformen, dem festsitzenden Polypen und der freischwimmenden Qualle oder Meduse, die von dem Polypen abzuleiten ist (vgl. Abb. 54): so haben wir Hydropolypen und Scyphopolypen, Hydromedusen und Scyphomedusen. Unsere Hydra stellt den einfachsten Typus eines Hydropolypen dar: kennzeichnend ist für diese, daß der Rand der Mundöffnung die Grenze zwischen äußerem und innerem Keimblatt bildet. Bei den Scyphopolypen dagegen stülpt sich das äußere Keimblatt zu einem Schlundrohr ein, so daß die Grenze der beiden Keimblätter an der inneren Mündung des Schlundes liegt; der Magenraum ist durch radiäre Scheidewände (Septen) in einzelne in der Achse zusammenhängende Taschen gesondert, über deren jeder im allgemeinen ein Tentakel steht. Die Medusenformen beider Abteilungen können von einer entsprechenden Polypenform ihren Ursprung nehmen. Das ist am deutlichsten bei den Hydrozoën. Viele Hydropolypen bilden Kolonien, indem von einem ursprünglich einzelnen Polypen aus durch Knospung weitere Polypen entstehen, die mit jenem im Zusammenhang bleiben; die Einzelpersonen dieser Stöcke sind verschieden; neben den gewöhnlichen sogenannten Nährpolypen kommt mindestens noch eine andere Form vor, die Geschlechtspolypen; die Nährpolypen erzeugen keine Geschlechtsprodukte, nur die glockenförmigen

Geschlechtspolypen bringen Eier und Samenfäden hervor; sie lösen sich in vielen Fällen bei nahender Reife als Medusen von dem Stocke los, schwimmen frei umher und bewirken so eine weitere Ausbreitung der Art, indem sie neue Stellen bevölkern (vgl. Abb. 22). Die Glockengestalt der Geschlechtspolypen, die ihnen das Loslösen und Umherschwimmen ermöglicht, mag ursprünglich nur ein Mittel gewesen sein, die Geschlechtsprodukte durch Erzeugung eines Wasserstroms möglichst weit hinaus zu strudeln; bei stärkerer Ausbildung der Glocke mußte dann die Kontraktion und der dabei entstehende Rückstoß die Meduse losreißen und davontragen. Meist entstehen aus den befruchteten Eiern der Hydromedusen wieder Polypen; die Medusen sind gleichsam nur ein Organ des Tierstocks, das losgelöst wird. Aber man kennt auch Medusenformen, bei denen sich sofort wieder eine Meduse aus dem Ei entwickelt, wo also die ursprüngliche Polypengeneration in Wegfall gekommen ist (z. B. Carmarina). Freischwimmende Hydropolypenkolonien mit sehr großer Mannig-

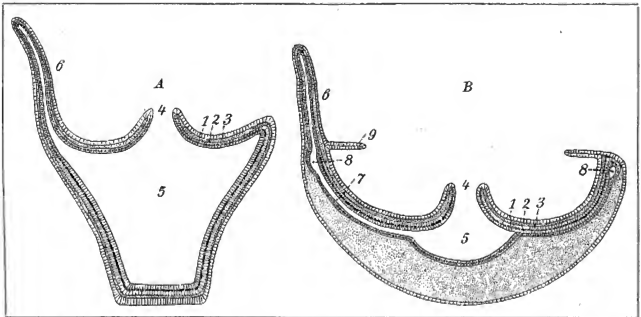


Abb. 54. Schematischer Durchschnitt eines Hydropolypen (*A*) und einer Hydromeduse (*B*) in morphologisch gleicher Orientierung; links ist beide Male ein Tentakel (*6*) getroffen. *1* Ektoderm, *2* Entoderm, *3* Stützschicht (punktiert), *4* Mund, *5* Darmraum, *6* Tentakel, *7* Radiärkanal, *8* Ringkanal, *9* Ektodermfalte, sog. Velum. Nach Hertwig.

faltigkeit der einzelnen Personen des Stockes sind die sogenannten Gesellschaftsquallen, die Siphonophoren (vgl. Abb. 14 und Schema Abb. 15).

Zu den Scyphozoën gehören als Polypenformen zunächst die Korallen oder Anthozoën. Sie kommen entweder als Einzelpersonen oder als Stöcke vor. Je nach der Zahl der Darmscheidewände bzw. der Tentakeln werden achtzählige Korallen mit acht und sechszählige mit sechs oder mehrmals sechs Tentakeln unterschieden; zu jenen gehört z. B. die Edelkoralle (Corallium), zu diesen die Seerosen (Actinia u. a.). Bei Einzelkorallen sowohl wie bei Korallenstöcken kommen oft Skelettbildungen vor, meist aus Kalk, wie sie von den Edelkorallen und Riffkorallen bekannt sind, seltener von hornigen Stoffen. Die Scyphomedusen haben z. T. einen durch Septen geteilten Magenraum; meist aber sind die Septen rückgebildet, und statt der Magentaschen gehen vom zentralen Magenraum Radiärkanäle in die Schirmscheibe hinein, am Rand durch einen Ringkanal verbunden, letzteres bei den Scheibenquallen (Discomedusen). Die Mehrzahl der Scheibenquallen entsteht durch Abschnürung von einem scyphopolypenartigen Jugendstadium: aus dem Ei der Meduse geht ein Polyp, das Scyphistoma, hervor, und an diesem entstehen durch Teilung quer zur Achse die jungen Quallen, die Ephyren, die allmählich zu fertigen

Medusen werden. Aber auch hier wird bei einigen Arten aus dem Ei der Meduse gleich wieder eine Meduse, z. B. bei Pelagia noctiluca Pér. Lsr.

In die Verwandtschaft der Nesseltiere pflegte man früher die Schwämme (Spongien) zu dem Stamme der Coelenteraten zu stellen; aber das ist nicht berechtigt. Die Schwämme sind festsitzende Tierformen des Meeres, mit nur wenigen Vertretern im Süßwasser. Ihr Innenraum steht einerseits durch eine weite Mündung, das Oskulum, mit der Außenwelt in Verbindung, andererseits durch zahlreiche, bei manchen Formen kammerförmig erweiterte und verzweigte Kanäle, deren äußere Öffnungen Poren heißen (Abb. 55). Der Innenraum oder die Erweiterungen der Kanäle sind mit Geißelzellen ausgekleidet, bei denen die Basis der Geißel von einem trichterartigen Kragen umgeben ist wie bei den Choanoflagellaten. Zwischen dem äußeren Körperepithel und der Zellauskleidung der Binnenräume sind amöboide Zellen angehäuft, und durch die Tätigkeit solcher

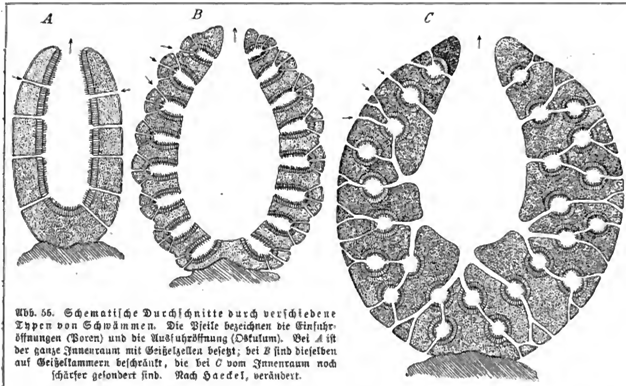


Abb. 55. Schematische Durchschnitte durch verschiedene Typen von Schwämmen. Die Pfeile bezeichnen die Einfuhröffnungen (Poren) und die Ausfuhröffnung (Oskulum). Bei *A* ist der ganze Innenraum mit Geißelzellen besetzt; bei *B* sind dieselben auf Geißelkammern beschränkt, die bei *C* vom Innenraum noch schärfer gesondert sind. Nach Haeckel, verändert.

Zellen wird das Stützgerüst aufgebaut, das aus Kalk- oder Kieselnadeln (Abb. 56) oder, wie beim Badeschwamm, aus Hornfasern besteht. Die Zusammengehörigkeit der Spongien mit den Nesseltieren läßt sich durch diese Bauverhältnisse nicht begründen: schon das Vorhandensein eines Zellparenchyms zwischen äußerem und innerem Keimblatt widerspricht den Grundeigenschaften der Knidarier. Auch die Entwicklungsgeschichte spricht nicht für solche Verwandtschaft: die gastrulaähnliche Larve setzt sich mit dem Urmund fest, und das Oskulum bricht nachträglich durch, ist also dem Munde der Polypen nicht vergleichbar. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß sich die Spongien selbständig aus Kolonien von Geißeltieren, vielleicht von Choanoflagellaten, entwickelt haben, also einen gesonderten Stamm neben den übrigen Metazoën bilden.

Zu den Coelenteraten werden gewöhnlich auch die Rippenquallen (Ktenophoren) (Abb. 57) gestellt, obgleich sie in sehr vielen Punkten von ihnen abweichen. Vor allem haben sie nicht bloß zwei Keimblätter, sondern zwischen Ekto- und Entoderm schiebt sich schon auf jungen Embryonalstufen ein mittleres Keimblatt, ein Mesoderm ein; die zwischen jenen beiden Keimblättern gelegene Gallerte wird von ihm aus mit Muskelzellen und anderen Zell-

elementen durchsetzt. Die Bewegung der Ktenophoren geschieht durch acht meridionale Reihen schlagender Ruderplättchen, die durch Verschmelzung starker Wimperhaare entstanden sind. An dem dem Munde gegenüberliegenden, dem aboralen Pole des oft kugelförmigen Leibes liegt ein hochausgebildetes Sinnesorgan, was bei Medusen nie der Fall ist; bei diesen ist vielmehr die Außenfläche des Schirmes äußerst arm an Nervenfasern und überhaupt wenig differenziert. Vom Magenraum, zu dem ein ektodermaler Schlund führt, gehen Kanäle aus, die sogenannten Gastralgefäße, die sich einerseits unter die acht Ruderreihen („Rippen"), andererseits zu beiden Seiten des Schlundes entlang erstrecken; ein gesonderter After fehlt auch hier, wohl aber sind zwei sogenannte Trichteröffnungen des Darmraums am aboralen Pole vorhanden. Die ganze Organisation bietet keinen festen Anhalt für die Verwandtschaft mit den Nesseltieren; die Abstammung von Formen, die mit dem aboralen Pole der Unterlage fest aufsitzen, wird durch die aborale Lage des Hauptsinnesorgans sehr unwahrscheinlich gemacht.



Abb. 56. Skelett eines Kieselschwamms, Regadrella okinoseana Ij. 1/2 nat. Größe. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

Wenn es sich darum handelt, die Herkunft der Plattwürmer (Plathelminthen) festzustellen, so genügt es zunächst, nach der Abstammung der Strudelwürmer (Turbellarien) zu fragen, da sich von ihnen die schmarotzenden Saug- und Bandwürmer (Trematoden und Cestoden) mit Sicherheit ableiten lassen (Abb. 59). Bei den Strudelwürmern (Beispiel: Planaria torva M. Schultze, vgl. Taf. 10) ist das mittlere Keimblatt sehr reichlich entwickelt und füllt den ganzen Raum zwischen äußerem und innerem Keimblatt aus. Die Bewimperung der gesamten Oberfläche ist ein primitives Merkmal, das sie mit

vielen Blastula- und Gastrulalarven teilen. Aus ihrem sonstigen Bau aber können wir wenig für ihre Herkunft entnehmen: den vorstülpbaren, von Ektoderm ausgekleideten Rüssel, die charakteristischen Nierenorgane des Mesoderms, die als Protonephridien bezeichnet werden, und das eigenartig angeordnete System der Geschlechtsorgane mit getrennten Eier- und Dotterstöcken begegnen uns nirgends bei niedriger organisierten Tieren. Dagegen ist in ihrer Entwicklung der radiäre Bau der Embryonalanlage (Abb. 58), vor allem die radiäre Anordnung der Ektodermzellen und der vier Mesodermportionen von Bedeutung: man darf daraus vielleicht ihre Abstammung von radiär gebauten Tieren schließen, und als solche bieten sich die Ktenophoren, deren Anfangsentwicklung mit derjenigen der Strudelwürmer viel Ähnlichkeit hat, besonders in dem Vorhandensein von vier Gruppen von Mesodermzellen. Nun ist es allerdings durchaus unwahrscheinlich, daß Rippenquallen die unmittelbaren Vorfahren der Strudelwürmer seien; ein gleichmäßig verteiltes Wimperkleid, wie diese es haben, ist jedenfalls ursprünglicher als die acht Reihen hochdifferenzierter Ruderplättchen der Rippenquallen. Wahrscheinlich aber haben beide den gleichen Vorfahren, eine auf der Oberfläche gleichmäßig bewimperte, radiär gebaute freischwimmende Tierform, die noch recht gastrulaähnlich war, aber doch schon Mesoderm und einen ektodermalen eingestülpten Schlund besaß. Die freischwimmende Larve der Meeresstrudelwürmer dürfte mit jener Stammform noch mehr Ähnlichkeit haben als die fertigen Rippenquallen. Die radiäre Symmetrie der Stammform mußte mit dem Übergang zur kriechenden Lebensweise aufhören und entsprechend dem Vorangehen des Kopfes beim Kriechen einer zweiseitigen, bilateralen Symmetrie weichen.

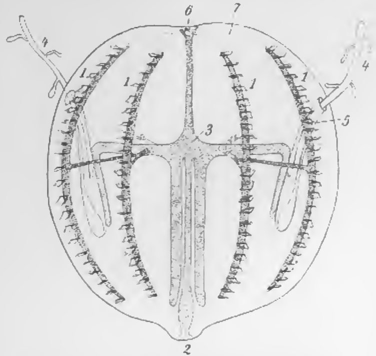


Abb. 57. Schema einer Rippenqualle, von der Seite gesehen. 1 Die vier dem Beschauer zugekehrten „Rippen" von Ruderplättchen, 2 Mund, 3 Magenraum mit den abgehenden Kanälen (punktiert), 4 die zwei Tentakel, deren größter Teil abgeschnitten ist, 5 Tentakelscheide, 6 Sinnespol, 7 Flimmerstreifen von da zu den Rippen. Nach Kükenthal, verändert.

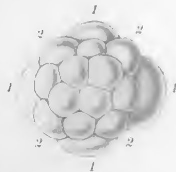


Abb. 58. Furchungsstadium des Eies eines Strudelwurms (Discocoelis tigrina Lang). 1 Vier große Entodermzellen, 2 vier mittlere Mesodermzellen, in der Mitte acht kleine Ektodermzellen. Vergr. 170fach. Nach Lang.

Den Strudelwürmern sind die Saugwürmer (Abb. 59 B; z. B. Leberegel, Distomum hepaticum L.) außerordentlich ähnlich im Bau; ihre Abweichungen, wie der Verlust des Wimperkleides und vielfach auch der Augen, und der Erwerb von Saugnäpfen zur Anheftung, erklären sich als Anpassungen an ihre schmarotzende Lebensweise. Von den Saugwürmern lassen sich wiederum die Bandwürmer ableiten. Zwar scheinen die meisten und gerade die bekanntesten Bandwürmer (Taenia, Bothriocephalus) auf den ersten Blick wenig Ähnlichkeit mit Saugwürmern zu haben; denn ihre auffälligste Eigentümlichkeit, der Zerfall des langgestreckten Körpers in eine Reihe von schließlich ablösbaren Gliedern, deren jedes den vollständigen Geschlechtsapparat enthält und von denen das letzte am

ausgebildetsten und ältesten, die vorhergehenden zunehmend jünger sind, fehlt den Saugwürmern. Aber es gibt auch Bandwürmer, bei denen diese Gliederung fehlt: Ligula, die als Larve in der Leibeshöhle von Fischen, im erwachsenen Zustande im Darm fischfressender Vögel lebt, hat in ihrem langgestreckten Körper zwar mehrfache hintereinander liegende Geschlechtsapparate, aber die äußere Gliederung ist nicht ausgebildet, und bei Amphilina (Abb. 59 C) aus der Leibeshöhle des Störs ist auch der Geschlechtsapparat nur in der Einzahl vorhanden; sie ist äußerlich ganz saugwurmähnlich, und auch in ihrer inneren Organisation weist nur das Fehlen des Darmes und gewisse Eigentümlichkeiten der Geschlechtsorgane auf ihre Zugehörigkeit zu den Bandwürmern

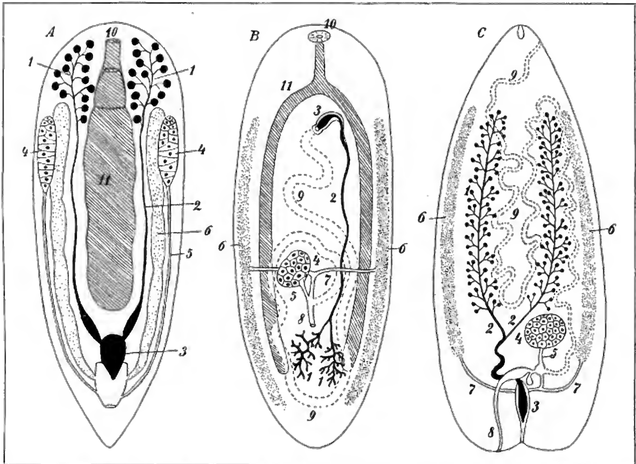


Abb. 59. Schematische Darstellung der Geschlechtsorgane und des Darmkanals bei einem Strudelwurm (*A*), einem Saugwurm (*B*) und einem ungegliederten Bandwurm (Amphilina) (*C*).
1 Hoden; *2* Samenleiter; *3* Begattungsorgan; *4* Eierstock; *5* Eileiter; *6* Dotterstock; *7* Dottergang; *8* Scheide; *9* Uterus; *10* Mundöffnung; *11* Darm. In Anlehnung an Ray Lankester.

hin. Die Besonderheiten des Entwicklungsganges, die wir einerseits bei den Saugwürmern, andererseits bei den Bandwürmern finden, sind nur verschiedenartige Anpassungen an das Schmarotzertum.

Zu den Plattwürmern dürfen wir auch die fast durchweg meerbewohnenden Schnurwürmer (Nemertinen) rechnen. Sie gleichen den Strudelwürmern in der gleichmäßigen Bewimperung der Oberfläche, in der Ausbildung des mesodermalen Gewebes, das als Parenchym den ganzen Raum zwischen Ekto- und Entoderm erfüllt, in dem Vorhandensein paariger, grubenförmiger Sinnesorgane am Vorderende und in Bauart und Lage des Rüssels. Zwar weichen sie von ihnen in dem Besitz einer Afteröffnung und eines gut entwickelten Blutgefäßsystems ab; aber das sind keine Unterschiede im Bauplan, sondern hinzugekommene Organisationsfortschritte. Überdies spricht die Entwicklungsgeschichte

zugunsten der Verwandtschaft zwischen Strudel- und Schnurwürmern; eine bei diesen verbreitete Larvenform, die sogenannte Pilidiumlarve (Abb. 60B), hat große Ähnlichkeit mit den Larven der polykladen Strudelwürmer, insbesondere mit derjenigen von Stylochus (Abb. 60A).

Andererseits bietet gerade die Pilidiumlarve Anknüpfungspunkte an eine Larvenform, die durch ihre weite Verbreitung überaus wichtig für die Stammesgeschichte der Tiere ist; das ist die Trochophoralarve. Die Trochophora (Abb. 60C—F) ist meist von verkürzt

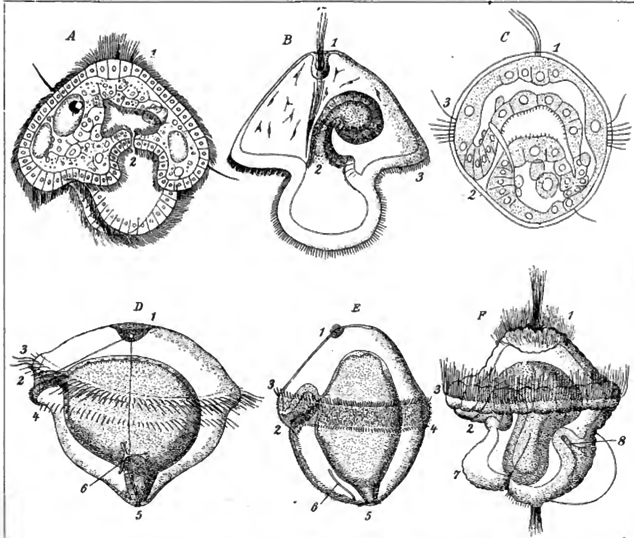


Abb. 60. *A* Larve des Strudelwurms Stylochus; *B* Pilidiumlarve eines Schnurwurms; *C* Jüngere Entwicklungsstufe der Trochophoralarve des Ringelwurms Eupomatus; *D* Trochophora von Polygordius; *E* Trochophora von Echiurus; *F* Trochophora der Napfschnecke Patella.

1 Scheitelfeld; *2* Mund; *3* präoraler Wimperkranz; *4* postoraler Wimperkranz; *5* After; *6* Protonephridium; *7* Fußanlage; *8* Schalendrüse. *A* nach Goette, *B* nach Salensky, *C—E* nach Hatschek, *F* nach Patten.

eiförmiger Gestalt und wird durch einen mittleren, sogenannten präoralen Wimperkranz in ein Scheitelfeld und ein Gegenfeld geteilt. Hinter dem präoralen Wimperkranz liegt der Mund; seine Lage bezeichnet die Bauchseite, die aber beim Schwimmen der Trochophora nicht nach unten gerichtet zu sein braucht; eine durch den Mund und die Längsachse gelegte Ebene teilt die Larve in zwei spiegelbildlich gleiche Hälften; diese ist also zweiseitig- oder bilateralsymmetrisch. Auf der Mitte des Scheitelfeldes steht, wie beim Pilidium, ein Schopf starrer Wimpern, der beim Schwimmen als Steuer dient; hinter dem Mund läuft, parallel mit dem präoralen, ein postoraler Wimperkranz; die Mitte des Gegenfeldes nimmt der After ein. Unter dem Wimperschopf liegt die sogenannte

Scheitelplatte, das zentrale Nervensystem der Trochophora, und an ihr finden sich Sinnesorgane: ein Paar einfache Sehorgane, ein Paar Tentakeln und ein Paar Flimmergrübchen, die wohl dem chemischen Sinn dienen. Von der Scheitelplatte gehen Nerven zu den Nervenringen, die unter den beiden Wimperkränzen liegen. Der Darm besteht aus einem ektodermalen Schlund- und Enddarm und einem entodermalen Mitteldarm. Den Raum zwischen Darm- und Körperepithel nehmen mesodermale Bildungen ein: Muskeln, Bindegewebe, ein Paar Exkretionsorgane von der Form der Protonephridien und am Hinterende ein Paar epitheliale Säckchen, die sogenannten Cölomsäckchen.

Larven von der Form der Trochophora oder solche, die sich mit Leichtigkeit darauf zurückführen lassen, finden sich bei den Weichtieren (Mollusken Abb. 60F), den Moostierchen (Bryozoën), den Ringelwürmern (Anneliden Abb. 60D) und den Sternwürmern (Gephyreen Abb. 60E). Abweichungen von der typischen Trochophora ergeben sich meist durch Abänderungen im Wimperapparat, z. B. Auftreten mehrerer postoraler Wimperkränze, oder durch frühzeitiges Auftreten von Klassenmerkmalen, wie dem Vorhandensein von Schalen bei der Trochophora der Muscheln (Abb. 61). Wir können Tiere mit solchen Larven als Trochophoratiere zusammenfassen. Aus der Gemeinsamkeit der Larvenform ist zu schließen, daß sie von gemeinsamen Vorfahren abstammen, in deren Entwicklungsgang ein Zustand der Trochophora ähnlich war. Es ist nicht wahrscheinlich, daß die Trochophoralarve die Wiederholung eines ausgebildeten Ahnenzustandes darstellt; dem widerspräche die wahrscheinliche Ableitung der Ringelwürmer von turbellarienähnlichen Vorfahren, an denen die Segmentierung schon angebahnt ist. Vielmehr scheint es, daß durch die Trochophora die Larvenform eines Vorfahrenstadiums wiederholt wird, ebenso wie wir das später für die Naupliuslarve der Krebse kennen lernen werden. Diese alte Larvenform dürfte der Müllerschen Larve der Strudelwürmer und dem Pilidium der Schnurwürmer entsprechen; nur unterscheidet sich die Trochophora diesen gegenüber dadurch, daß sie einen gemeinsamen Charakter aller Trochophoratiere, die doppelte Ausmündung des Darmes, durch Mund und After, angenommen hat, während jene nur eine Ausmündung des Darmes besitzen. So können wir die Trochophoratiere etwa von strudelwurmähnlichen Vorfahren herleiten und in ihrer Larve die durch neue Merkmale abgeänderte Wiederholung der Larvenform dieser Vorfahren erblicken. Nun kennen wir ein Rädertier, Trochosphaera aequatorialis Semp., das Semper in den überschwemmten Reisfeldern der philippinischen Inseln entdeckte, und das mit der Trochophora eine sehr große Ähnlichkeit hat; und bei den anderen Rädertieren (Rotatorien) sind ebenfalls noch viele Anklänge an die Trochophora vorhanden. So darf man also auch die Rädertiere mit in die Reihe der Trochophoratiere stellen. Aber wir dürfen nicht etwa diese von rädertierähnlichen Vorfahren ableiten; das würde dem Zusammenhange mit den Strudelwürmern widersprechen; sondern wir müssen eher annehmen, daß wir es in den Rädertieren mit Formen zu tun haben, die unter Be-

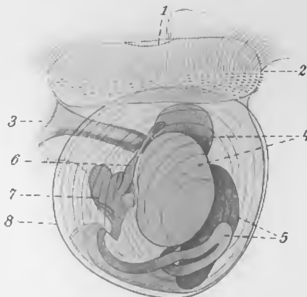


Abb. 61. Larve der Wandermuschel (Dreissensia polymorpha Pall.). 1 Scheitelplatte, 2 präoraler Wimperkranz, 3 Mund, 4 Mitteldarmsäcke; 5 Darm; 6 Protonephridium, 7 Fußanlage 8 Schale. Nach Meisenheimer.

wahrung ihrer Larventracht geschlechtsreif geworden sind, wie wir es auch von anderen Tieren kennen (vgl. unten bei Neotenie).

Wie schon angedeutet, wird der Anschluß der Trochophoratiere nach unten durch die Ähnlichkeit der Trochophora mit dem Pilidium gegeben. Diese haben die allgemeine Gestalt, die Scheitelplatte mit ihrem Wimperschopf und den präoralen Wimperkranz nebst dem zugehörigen Ringnerven gemein. Beim Pilidium hat der auf dem Gegenfelde mündende Darm nur eine Öffnung, Sonderung von Mund und After fehlt noch; das steigert seine Ähnlichkeit mit den Turbellarienlarven. So scheinen Trochophoratiere, Schnurwürmer, Strudelwürmer und Rippenquallen eng zusammenzuhängen, indem sie auf eine gemeinsame freischwimmende Stammform zurückgehen, die den Rippenquallen und Strudelwürmern am nächsten stand.

Wenn wir die Rädertiere, wie das jetzt oft geschieht, dem Stamm der Plattwürmer anreihen, so treten uns als erster Stamm der Trochophoratiere die Weichtiere (Mollusken) entgegen. Die Trochophoralarve begegnet uns hier bei den primitiv organisierten Käferschnecken, bei vielen Muscheln und, als Veligerlarve (Abb. 62) mit spiraligem Gehäuse, bei zahlreichen Meeresschnecken; bei den Tintenfischen ist, infolge des großen Dotterreichtums der Eier, die Entwicklung abgekürzt, so daß keine Larvenformen mehr auftreten. Bei der Abstammung von plattwurmähnlichen Ahnen ist es nicht zu verwundern, daß die niederen Mollusken, die Käferschnecken (Chitonen) und Solenogastren, den Plattwürmern in manchen Stücken ähnlich sind, z. B. in der Ausbildung ihres Strickleiternervensystems, dessen beide Hauptstämme in ihrer ganzen Länge mit Ganglienzellen besetzt sind. Neuerwerbungen aber, die sie z. T. mit anderen Trochophoratieren gemeinsam haben, sind der Enddarm und After, der Blutkreislauf mit pulsierendem Herzen, und die aus epithelialen Cölombläschen entwickelte paarige sekundäre Leibeshöhle, die mit den Geschlechtsdrüsen im Zusammenhang steht und bei den Mollusken als Herzbeutel auftritt. Trotz der großen Verschiedenheit in der äußeren Form, die uns in der Zusammenstellung von Tieren, wie Muschel, Schnecke und Tintenfisch entgegentritt, finden wir doch eine große Übereinstimmung des inneren Baues. Gemeinsam ist allen Mollusken die kalkige Schale. Durch ihre Ausbildung wird ein großer Teil der Körperoberfläche der Respiration entzogen; daher kam es zur Ausbildung besonderer Atemwerkzeuge, der Kiemen, die als weichhäutige, zarte Organe den nötigen Schutz unter der schalenbildenden Mantelfalte fanden. Da die von der Schale bedeckte Rückenseite keiner Einzelbewegungen bedurfte, konnte ihre Muskulatur sich rückbilden; kompensatorisch bildete sich auf der Bauchseite eine mächtige Muskelmasse aus, der Fuß, der ursprünglich eine Kriechsohle trägt.

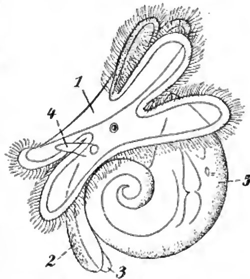


Abb. 62. Veligerlarve von Atlanta. 1 Velum; 2 Fuß; 3 Deckel; 4 Tentakel; 5 Schale. Nach Gegenbaur.

Die Vergleichung der Querschnitte durch eine Käferschnecke (Chiton) und eine Muschel (Abb. 63 A und B) zeigt, wie der Bauplan dieser beiden in den Grundzügen übereinstimmt. Die Schale, die bei jener aus mehreren hintereinander gelegenen, aber den Rücken quer überdeckenden Stücken besteht, ist bei der Muschel aus zwei seitlichen, in der dorsalen Mittellinie beweglich verbundenen Klappen zusammengesetzt; dem breitsohligen Kriechfuß der Käferschnecke entspricht bei der Muschel ein zugeschärfter Grabfuß; das Herz, das bei

Chiton über dem Darm liegt, hat sich bei der Muschel so um den Darm herumgelegt, daß es von ihm durchbohrt wird. Die Rückbildung des Kopfes bei den Muscheln dürfte mit ihrer wenig beweglichen Lebensweise zusammenhängen. — Die asymmetrischen Schnecken mit ihrem spiralig gewundenen Eingeweidesack und dem seitlich nach vorn verlagerten Organkomplexe, der den After, die Kiemen und die Nierenmündungen umfaßt, lassen sich auf Urschnecken (Abb. 63C) von symmetrischem Bau zurückführen, bei denen jener Organkomplex am Hinterende liegt. Mit diesem durch Vergleichung ergründeten

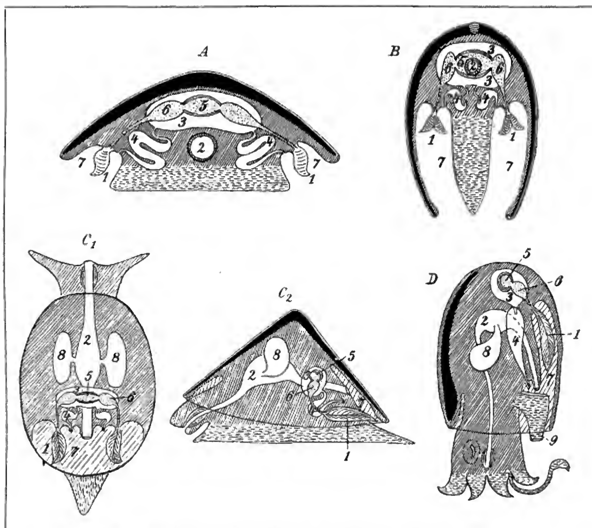


Abb. 63. Schematische Darstellung der Organisation verschiedener Weichtiere.
A Querschnitt durch eine Käferschnecke (Chiton); *B* Querschnitt durch eine Muschel; C_1 Rückenansicht und C_2 Seitenansicht einer symmetrischen (hypothetischen) Urschnecke; *D* Seitenansicht eines Tintenfisches (Sepia). Man vergleiche *B* mit *A*, C_1 mit *A*, C_2 mit C_1, *D* mit C_2. *1* Kieme; *2* Darm; *3* Herzbeutel; *4* Nephridium; *5* Herzkammer; *6* Vorkammer; *7* Mantelhöhle; *8* Mitteldarmsäcke; *9* Trichter. Der Fuß ist unterbrochen gestrichelt.

Organisationsschema stimmt wiederum das Schema des Baues der Tintenfische (Abb. 63D), deren jetzt lebende Formen (z. B. Octopus, Sepia, Loligo vgl. Tafel 3) mit wenigen Ausnahmen (Nautilus, Spirula) nur eine reduzierte, vom Mantel überwachsene Schale, den sogenannten Rückenschulp, besitzen, während bei den ausgestorbenen Ammoniten eine meist spiralig gewundene Schale allgemein verbreitet war. Der einheitliche Fuß der Schnecken ist bei den Tintenfischen in mehrere Teile zerlegt; ihm entsprechen, wie sich aus der Entwicklung nachweisen läßt, die Arme des Kopfes und der Trichter, der zu einem Ausgangsrohr der Mantelhöhle umgestaltet ist.

Die Moostierchen (Bryozoën) erweisen sich als Trochophoratiere durch die Larvenform, die sich bei manchen meeresbewohnenden Gattungen findet. Ihre Organisation ist

im übrigen, vielleicht infolge der festsitzenden Lebensweise, so modifiziert, daß sich keine sicheren Vergleichspunkte mit anderen Trochophoratieren oder mit deren niederen Verwandten nachweisen lassen; höchstens könnte man den Bau der Exkretionsorgane bei den sogenannten endoprokten Bryozoën als turbellarienähnlich bezeichnen. Der Körper sitzt in einem röhrenartigen Gehäuse, aus dem der Kopfabschnitt meist hervorgestreckt werden kann; den Mund umgibt ein Kranz wimpernder Tentakel, die auf kreis- oder hufeisenförmigem Träger stehen; der After mündet nicht weit vom Munde, innerhalb oder außerhalb des Tentakelkranzes, wonach endo- und ektoprokte Bryozoën unterschieden werden (Beispiel: Alcyonella vgl. Tafel 10). — Mit den Moostierchen wurden gewöhnlich die Armfüßer (Brachiopoden) zu einem Stamm (Molluskoiden) vereinigt; doch sind die Übereinstimmungen zwischen ihnen nicht derart, um das zu rechtfertigen: das Vorkommen paariger, mit Flimmerhaaren besetzter Arme bei den Brachiopoden, die dem Tentakelapparat der Moostierchen vergleichbar wären, ist völlig ungenügend zur Begründung der Verwandtschaft. Der Besitz zweier muschelähnlicher Schalen findet bei den Moostierchen keinen Vergleichspunkt; die Vergleichung der Brachiopodenschalen mit denen der Muscheln ist schon deshalb nur eine äußerliche, weil sie dorsal und ventral, die der Muscheln aber rechts und links dem Körper anliegen. Auch die Entwicklung der Brachiopoden bietet keinen sicheren Anhalt; ihre verwandtschaftliche Zugehörigkeit ist durchaus ungeklärt.

Schließlich sind als Trochophoratiere noch die Ringelwürmer (Anneliden) und ihre Verwandtschaft zu nennen. Charakteristisch für sie ist der Zerfall des Körpers in gleichartige, hintereinander liegende Abschnitte, die Körpersegmente. Bei manchen Strudelwürmern, z. B. bei Gunda segmentata Lg., findet sich eine solche Segmentierung in der harmonierenden Anordnung der Darmäste, der Konnektive der Bauchnervenstränge, der Nephridien und der Gonaden (Geschlechtsdrüsen) schon vorbereitet. Die Leibeshöhlenabschnitte, die bei den Ringelwürmern in jedem Segment den Darm umgeben und in denen die übrigen Organe gelegen sind, dürften wahrscheinlich nichts anderes als erweiterte Gonadenhöhlen der strudelwurmartigen Vorfahren sein. Die Trochophora ist die typische Larvenform der Ringelwürmer; selbst bei Larven so abgeänderter Gruppen wie die Echiuriden und bei den Embryonen der Oligochaeten (Regenwürmer und Verwandten) sind die Grundzüge ihres Baues noch erkennbar, und den letzteren schließen sich die Embryonen der Egel an. Die Umbildung der Larve zum Ringelwurm geschieht durch Längenwachstum des Körperabschnittes, der hinter dem präoralen Wimperring liegt; nahe dem Afterende bildet sich eine Wachstumszone, von der sich nach vorn zu gleichwertige Segmente abschnüren, deren jedes außer einem Abschnitt des Darmes ein ventral gelegenes Ganglienpaar, ein Paar zur Leibeshöhle sich ausweitende Cölomsäckchen und ein Paar Nierenorgane, Nephridien, enthält; nur das Kopfsegment nimmt eine Sonderstellung ein und enthält besonders neben einem Bauchganglienpaar das über dem Schlunde gelegene Oberschlundganglion oder „Gehirn", das mit jenem zu einem „Schlundring" verbunden ist. Die Leibeshöhlen der einzelnen Segmente sind durch eine dünne, Muskeln enthaltende Scheidewand, ein Septum, unvollkommen voneinander getrennt. Die Segmentierung beeinträchtigt keineswegs die Einheitlichkeit der Funktion des segmentierten Körpers: Darm und Blutgefäßsystem durchziehen den ganzen Körper, und die Ganglien der hintereinander liegenden Segmente sind durch Verbindungsstränge (Konnektive) vereinigt. Auch äußerlich sind die Segmente gleichwertig ausgestattet; bei den Borstenwürmern (Chätopoden) trägt jedes Segment jederseits zwei durch Muskeln be-

wegliche Borstenbündel, ein dorsales und ein ventral gelegenes, die als Stützen bei der Kriechbewegung dienen; bei den Archianneliden und den Oligochaeten sind diese der Leibeswand eingepflanzt, bei den meisten meeresbewohnenden Ringelwürmern aber stehen sie auf besonderen Erhebungen, den Parapodien; es können jederseits zwei gesonderte Parapodien vorhanden sein, oder sie sind zu einem mehr oder weniger deutlich zweiästigen Parapodium (Abb. 64 A) vereinigt.

Von den Ringelwürmern sind mit Sicherheit die Gliederfüßler (Arthropoden) abzuleiten, die schon Cuvier mit ihnen zu dem Typus der Gliedertiere (Annulaten) vereinigte. Sie gleichen ihnen vor allem durch die Segmentierung, durch den Bau ihres Zentralnervensystems, das auch hier aus einem Schlundring und einer Bauchganglienkette mit segmentalen Ganglienpaaren besteht, durch die Anordnung der Hauptblutgefäße und die Richtung des Blutumlaufs im Rückengefäß von hinten nach vorn, im Bauchgefäß umgekehrt. Als Reste der Nephridien können einige Drüsenbildungen, so die

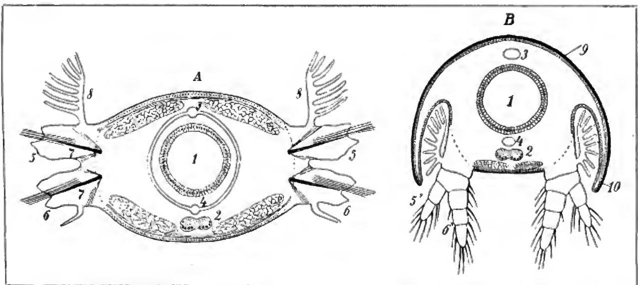


Abb. 64. Schematischer Querschnitt durch einen Ringelwurm (*A*) und einen Krebs (*B*).
1 Darm, *2* Bauchganglienkette, *3* dorsales und *4* ventrales längsverlaufendes Blutgefäß, *5* dorsaler und *6* ventraler Ast des Parapodiums, *5'* Außen- und *6'* Innenast des Beines, *7* Stützborste, *8* Kieme (in *B* nicht bezeichnet), *9* verdickte Kutikula (Panzer), *10* Seitliche Falte des Kopfbrustpanzers, die Kiemen überdeckend.

paarige Antennen- und Schalendrüse und die Ausführgänge der Geschlechtsorgane bei den Krebsen angesehen werden, während im übrigen die Nierenfunktion größtenteils oder ganz durch den Darmkanal und Anhänge desselben übernommen ist. Die Gliedmaßen der Krebse, die bei allen einfacheren Formen als zweiästige, stark beborstete Spaltfüße auftreten, sind von den zweiästigen Parapodien der Ringelwürmer abzuleiten, aus denen sie durch ventrale Verlagerung und Gliederung hervorgegangen sind (Abb. 64). Durch die stärkere Entwicklung des schützenden Kutikularüberzugs wurde der Körper des Krebsahnen starrer und weniger zu schlängelnden Bewegungen geeignet, wie sie den Ringelwürmern vielfach zur Fortbewegung dienen; daher wurden die Parapodien als bewegliche Ruder stärker für die Fortbewegung in Anspruch genommen. Das Tasterpaar des Annelidenkopfes und das erste Beinpaar wurden zu Tastorganen und bilden die erste und zweite Antenne; in der Nachbarschaft des Mundes traten drei Parapodienpaare als Kauorgane in den Dienst der Ernährung und wurden zu Kiefern umgewandelt; die fünf Segmente, die mit diesen Anhängen zusammengehören, verschmolzen zu dem einheitlichen Kopf der Krebse, und die gemeinsame Chitinbedeckung des Kopfes zog sich nach hinten oft zu einem schützenden Schild für die vorderen Körpersegmente, den Thorax, aus. So entstand das

Urbild eines einfachsten Krebses, eines Phyllopoden (Abb. 65). Von phyllopodenartigen Vorfahren lassen sich alle anderen Krebsgruppen ableiten.

Dem Urphyllopoden stehen unter den niederen Krebsen, den Entomostraken, die Branchiopoden am nächsten, unter den höheren Krebsen (Malakostraken) die Gattung Nebalia und die Stomatopoden. Von diesen gehen zwei Formenreihen aus: die Spaltfußkrebse (Beispiel: Mysis) leiten einerseits zu den höchst entwickelten Krebsen, den Dekapoden (Flußkrebs, Hummer, Krabben) über, andererseits durch die Cumaceen zu den Ringelkrebsen (Arthrostraken), zu denen Asseln und Flohkrebse (Gammarus) gehören; letztere sind unter Rückbildung des Kopfbrustschildes, des Augenstieles und des Außenastes der Thoraxbeine entstanden.

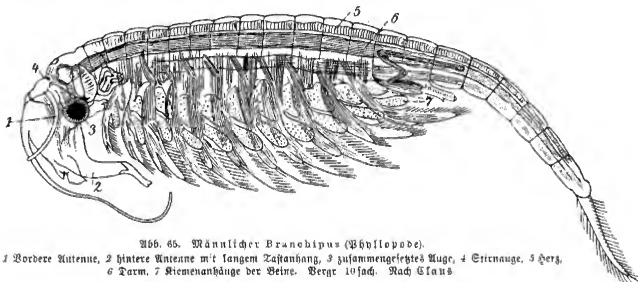


Abb. 65. Männlicher Branchipus (Phyllopode).
1 Vordere Antenne, 2 hintere Antenne mit langem Tastanhang, 3 zusammengesetztes Auge, 4 Stirnauge, 5 Herz, 6 Darm, 7 Kiemenanhänge der Beine. Vergr. 10fach. Nach Claus

Für die Ableitung der Krebse sind vergleichend-anatomische Gründe maßgebend, nicht entwicklungsgeschichtliche. Fritz Müller, der die Krebsentwicklung genau untersuchte und in einem Buche „Für Darwin" die Ergebnisse im Sinne der Abstammungslehre verwertete, kam auf Grund der Entwicklung zu einer anderen Auffassung. Daraus, daß die gleiche Larve mit drei Gliedmaßenpaaren, der Nauplius (Abb. 66), bei den niederen und manchen höheren Krebsen den Ausgangspunkt der Entwicklung bildet, zog er den Schluß, daß die Krebse von einer nauplinsähnlichen Stammform abzuleiten seien, die sich in der Entwicklung wiederholte. Es ist aber durchaus unwahrscheinlich, daß die Stammform der Krebse eine so geringe Segmentierung zeigte wie ein Nauplius, daß also die Segmentierung der Krebse und der Ringelwürmer sich unabhängig voneinander in so ähnlicher Weise entwickelt hätte. Jetzt deutet man daher den Nauplius als Wiederholung einer gemeinsamen Larvenform der verschiedenen Krebsordnungen, als eine Form, die etwa der Trochophora entspricht, aber in der beginnenden Segmentierung und dem Auftreten von Gliedmaßen schon spezifische Krebsmerkmale

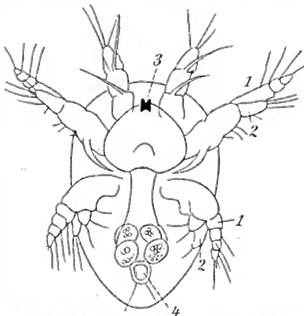


Abb. 66. Naupliuslarve eines Ruderfußkrebses (Copepoden). 1 Innen-, 2 Außenast eines Spaltfußes, 3 Stirnauge, 4 After. Vergr. 140fach. Nach Claus.

angenommen hat, etwa wie die Trochophora der Muscheln schon die Schalen und die Anlage des Fußes aufweist.

Gleichen Ursprungs mit den Krebsen müssen die antennentragenden Landarthropoden sein, die Tausendfüßer (Myriopoden) und Insekten (Hexapoden); denn sie haben Eigenschaften mit ihnen gemein, die nicht selbständig in solcher Gleichheit entstanden, sondern nur von gemeinsamen Vorfahren ererbt sein können: vor allem die Zusammensetzung des Kopfes. Dabei stellen wir unter den Tausendfüßern allerdings die Chilopoden in den Vordergrund, mit einem Beinpaar an jedem Segment und den Geschlechtsöffnungen am Hinterende, während die Diplopoden mit zwei Beinpaaren am Segment und den Geschlechtsöffnungen an vorderen Segmenten, mehr abseits stehen und insbesondere den Insekten weniger nahe verwandt sind. Unter Ausfall des zweiten Antennenpaares, dessen zugehöriges Segment bei manchen Insektenembryonen in der Anlage nachgewiesen ist, finden wir bei den Tausendfüßern und Insekten ein Paar Antennen und drei Kieferpaare, das dritte Paar allerdings durch Verschmelzung der beiden Paarlinge beim fertigen Insekt zu einem einheitlichen Stück, der Unterlippe, verändert. Die Insekten scheinen den Krebsen noch um einen Grad näher zu stehen; ihre zusammengesetzten Augen stimmen mit denen der Krebse im ganzen Aufbau und selbst in den Zahlenverhältnissen der zusammensetzenden Zellen so genau überein, daß eine unabhängige Ausbildung so gleicher Organe bei beiden Klassen ausgeschlossen erscheint; die Augen der Tausendfüßer sind in anderer Weise entwickelt. So dürfen wir vielleicht annehmen, daß Insekten und Krebse einen gemeinsamen Vorfahren hatten, dem derjenige der Tausendfüßer sehr nahestand. Der oben geschilderte Urphyllopod war durch den Besitz eines Kopfbrustschildes schon weiter spezialisiert. Die Luftröhren (Tracheen), die bei Insekten und Tausendfüßern in gleicher Weise als Atmungsorgane vorkommen, können bei beiden unabhängig erworben sein, wie sie sich auch bei den Spinnentieren unabhängig entwickelt zu haben scheinen. Bei den Insekten ist durch Beschränkung der Beinpaare auf die drei vordersten Rumpfsegmente eine Gliederung des Rumpfes in Brust (Thorax) und Hinterleib (Abdomen) eingetreten; daß aber die Vorfahren der Insekten an jedem Segment ein Beinpaar trugen wie Krebse und Tausendfüßer, wird durch die rudimentären Gliedmaßenanlagen am Abdomen mancher Insektenembryonen (Abb. 47) bewiesen und durch das Vorkommen von Abdominalbeinpaaren bei einigen fertigen Insekten in tiefstehenden Ordnungen, z. B. bei den Steinhüpfern (Machilis).

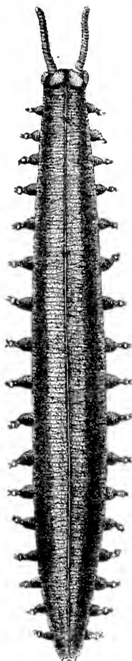


Abb. 67. Peripatus capensis Gr. Nach Balfour.

In der postembryonalen Entwicklung haben die Insekten im übrigen wenige Merkmale ihrer Herkunft bewahrt. Bei den niederen Insektenordnungen sind etwaige Ahnenstufen dadurch verwischt, daß die Entwicklung eine direkte geworden ist; beim Verlassen des Eis hat die Larve schon durchaus Insektenmerkmale, und zwar die ihrer Ordnung. Bei den höheren Ordnungen, den Käfern, Netzflüglern, Schmetterlingen, Immen und Fliegen, ist die spätere Entwicklung cenogenetisch verändert, indem ein Ruhezustand, das

Puppenstadium, eingeschoben ist, während dessen auf Kosten der angehäuften Vorratsstoffe eine große Menge von Veränderungen vor sich gehen und die Larve zum fertigen Tier umgewandelt wird. Aber die gleichartige Segmentierung der maden- und raupenartigen Larven und das Auftreten von Gliedmaßenstummeln an den Hinterleibsringeln bei den Larven der Schmetterlinge und Blattwespen muß wohl palingenetisch gedeutet werden; gerade der Umstand, daß der Hauptbetrag der Umwandlungen auf das Puppenstadium verlegt worden ist, macht den Rückschlag auf primitive Vorfahrenformen im Larvenzustand möglich.

Als Vorfahrenform der Tausendfüßer und Insekten ist vielfach eine sonderbare Tiergattung betrachtet, die in merkwürdiger Weise Merkmale der Ringelwürmer und der luftbewohnenden Gliederfüßler verquickt zeigt: die Gattung Peripatus (Abb. 67). Aus manchen Gründen aber kann man das Tier nur gleichsam als eine Parallelbildung des Vorfahren der Insekten und Tausendfüßer ansehen, die direkt von den Anneliden ausging, während dieser dem Urphyllopoden nahestand. Die Ringelwurmverwandtschaft des Peripatus wird besonders durch die Bildung des Kopfes mit einem Paar Antennen und einem einzigen Kieferpaar und mit typischen Annelidenaugen verbürgt; segmental angeordnete Nephridien, die ja auch Ringelwurmmerkmale sind, mag auch der Insektenahn noch besessen haben; die segmentalen geringelten Stummelbeine können auf Annelidenparapodien zurückgehen. Die tracheenartigen Atmungsorgane, die den Hauptgrund dafür gaben, Peripatus mit den Tausendfüßern und Insekten in Beziehung zu setzen, dürften wohl selbständig erworben sein wie bei den Spinnentieren.

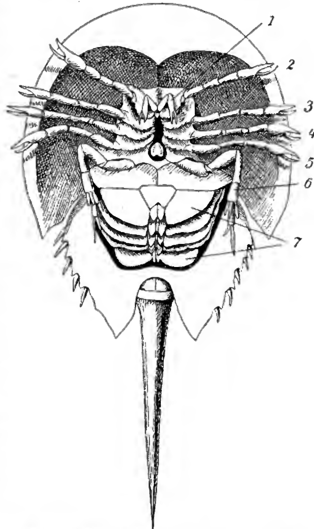


Abb. 68. Schwertschwanz (Limulus polyphemus L.) von der Bauchseite. 1—6 Gliedmaßen der Kopfbrust. 7 Kiemenfüße des Abdomens. Nach Packard.

Es besteht nämlich noch ein zweiter Zweig des Arthropodenstammes, der ebenfalls Wasser- und Landbewohner umfaßt, das sind die Gigantostraken und die Spinnentiere (Arachnoideen). Die Gigantostraken umfassen die alten, jetzt ausgestorbenen Riesenkrebse (Merostomen) mit den Gattungen Eurypterus, Pterygotus u. a., und die jetzt noch in wenigen Arten lebenden altertümlichen Schwertschwänze (Xiphosuren) mit der Gattung Limulus (Abb. 68). Als Typus der Spinnentiere wollen wir deren ursprünglichste Vertreter, die Skorpione, zur Vergleichung heranziehen. In beiden Ordnungen fehlen die Antennen, und die Kopfbrust trägt sechs Paar einästige Gliedmaßen. Am Hinterleib haben wir bei Limulus sechs Paar zweiästige Blattfüße, die Lamellen tragen und als Atmungsorgane dienen; beim Skorpion sind zwar embryonal sechs Paar Hinterleibsgliedmaßen angelegt; aber nur das zweite Paar davon entwickelt sich weiter zu kammartigen Organen von unbekannter Funktion, das dritte bis sechste Paar verschwinden mit der Entstehung

der Lungensäcke, die sich an ihrer Basis einsenken und vielleicht eingestülpten Kiemenfüßen von Limulus (Abb. 69) gleichgesetzt werden dürfen: die Einteilung der Lungensäcke in Fächer wäre dann mit den lamellenartigen Anhängen der Kiemenfüße homolog. Auch die Mittel- und Seitenaugen der Skorpione lassen sich vielleicht mit den entsprechenden Augen von Limulus vergleichen. Von den Insekten und Tausendfüßern aber sind die Spinnentiere durch den Mangel eines gesonderten Kopfes, durch den Bau ihrer Augen und durch die Zahlenverhältnisse der Mundgliedmaßen scharf getrennt. Als Atemwerkzeuge finden sich bei ihnen neben den Lungensäcken auch Tracheenröhren; diese sind wahrscheinlich voneinander abzuleiten, und für die Annahme, daß die Lungensäcke das ursprünglichere sind, spricht ihr ausschließliches Vorkommen bei der alten Familie der Skorpione und bei den ältesten Spinnen (z. B. Mygale). Die Segmentierung des Körpers erhält sich am ausgesprochensten bei den Skorpionen; bei den kleinen Afterskorpionen (z. B. dem Bücherskorpion Chelifer) und den Kankern (Phalangiden) ist schon eine Verminderung bemerkbar; die echten Spinnen zeigen nur noch eine Trennung von Kopfbrust und Hinterleib, die aber beide unsegmentiert bleiben, und die Milben als die abgeleitetste Gruppe sind ganz unsegmentiert.

Der Stamm der Stachelhäuter (Echinodermen) (Taf. 8) zeigt mit keiner anderen Tiergruppe Ähnlichkeiten im Bau. Bestimmte gemeinsame Merkmale zeichnen diese Tiere vor

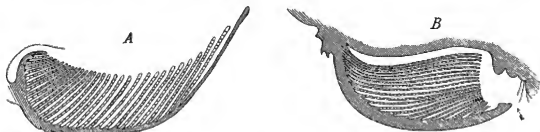


Abb. 69. Schematische Durchschnitte durch den Kiemenfuß eines Schwertschwanzes (Limulus) (*A*) und durch den Lungensack eines Spinnentieres (*B*). Der Pfeil in *B* zeigt die Atemöffnung. Nach Goette.

allen anderen aus: einerseits die Ablagerung von Kalkkörperchen in dem bindegewebigen Teil der äußeren Haut und damit in den meisten Fällen die Bildung eines Skeletts, vor allem aber das sogenannte Wassergefäßsystem, ein System von Kanälen, von denen schwellbare, zylinderförmige Füßchen ausgehen, die das Skelett durchsetzend als Bewegungsorgane dienen. Auch die Entwicklungsgeschichte bietet uns keinen Anhalt für die Verwandtschaftsbeziehungen der Stachelhäuter; nur die Tatsache, daß die freischwimmenden Larven alle bilateral-symmetrisch sind, erlaubt den Schluß, daß diese im erwachsenen Zustande meist fünfstrahlig-symmetrischen Tiere von bilateral-symmetrischen Vorfahren abstammen. Wenn wir also einen Anschluß der Echinodermen an andere Tierstämme nicht finden, so bietet uns doch die Versteinerungskunde die Möglichkeit, die verschiedenen Klassen dieses Stammes, die Haarsterne (Krinoiden), Seesterne (Asteriden), Schlangensterne (Ophiuriden) und Seeigel (Echiniden) von einem gemeinsamen Ursprunge, den ausgestorbenen Cystideen abzuleiten. Für die Seegurken (Holothurien), die keine zusammenhängenden fossilen Skelette hinterlassen haben, ist aus anatomischen Gründen eine nähere Verwandtschaft mit den Seeigeln wahrscheinlich, so daß sie auf diesem Wege ebenfalls den Anschluß an die Cystideen finden. Diese letzteren saßen auf Stielen fest, und gerade die festsitzende Lebensweise, bei der alle Seiten rings um die Körperachse gleichwertig sind, gibt eine Erklärung für den radiären Bau. Auch die Haarsterne sitzen meist auf einem Stiel fest (Abb. 70); der freibewegliche Haarstern des Mittelmeeres, Antedon

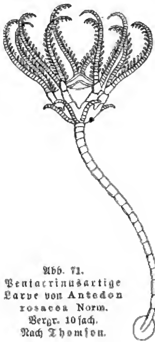
rosacea Norm. (vgl. Tafel 8), ist während seines Jugendzustandes gestielt und festgeheftet (Abb. 71) und wiederholt so in seiner Entwicklung den Übergang von festsitzenden zu freibeweglichen Formen, den wir für die Stammesgeschichte der Stachelhäuter allgemein annehmen müssen. Die losgelösten Nachkommen der Cystideen behielten die strahlige Symmetrie meist bei; einige aber wurden sekundär wieder bilateralsymmetrisch, wie die irregulären Seeigel, die, wie die Versteinerungskunde zeigt, jüngeren Ursprungs sind als die regulären.



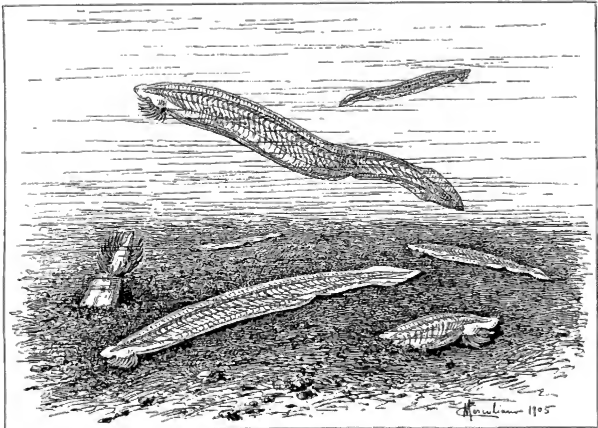
Abb. 70. Festsitzender Haarstern, Metacrinus rotundus P. H. C. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

Es bleibt noch die Stellung der Manteltiere (Tunikaten), des Lanzettfischchens Amphioxus (Abb. 72) und der Wirbeltiere (Vertebraten) in der Stammesreihe der Tiere zu erörtern. Man kann sie als Chordatiere (Chordaten) zusammenfassen, da sie alle, mindestens im Embryonalzustand, einen zelligen Stützstrang, die Chorda dorsalis oder Rückensaite, besitzen, der unter dem zentralen Nervensystem entlang läuft (Abb. 73, 3). Sie haben ferner alle die Entstehungsweise ihres zentralen Nervensystems durch röhrenförmige Einrollung

eines dorsalen Ektodermstreifens gemeinsam, und die ausschließlich dorsale Lage dieses Organs bringt sie zu allen übrigen bilateral-symmetrischen Tieren in Gegensatz. Bei ihnen sind gleicherweise die Sehorgane Teile des zentralen Nervensystems. Schließlich sind bei ihnen die Atmungsorgane in gleicher, sehr eigenartiger Weise gebildet: die Wandung des Vorderdarms ist von mehr oder weniger zahlreichen Spalten durchbrochen, den sogenannten Kiemenspalten (Abb. 73, 5), die in das umgebende Wasser oder in einen von der Oberfläche abgefalteten Peribranchialraum führen; an der Oberfläche der Kiemenspalten verlaufen dichte Blutgefäßnetze, deren Inhalt mit dem durch die Spalten streichenden Atemwasser in lebhaften Gasaustausch tritt. Die gemeinsamen Eigentümlichkeiten treten am deutlichsten bei der Ascidienlarve unter den Manteltieren, beim Amphioxus und unter den Wirbeltieren an den niederen Fischen hervor (Abb. 73). Die erwachsenen Manteltiere, mit Ausnahme der auf larvenartigem Zustande stehenbleibenden Appendikularien, scheinen sehr rückgebildet: die Aszidien (Abb. 74) sind durch die festsitzende Lebensweise verändert, die Salpen haben vielleicht früher einen festsitzenden Zustand durchlaufen und sind erst sekundär wieder beweglich geworden. Bei den Wirbeltieren hat das Verlassen des Wassers und der Übergang zum Landleben tiefgreifende Veränderungen im Bau der höheren Klassen, der Amphibien, Reptilien, Vögel und Säuger herbeigeführt.


Abb. 71. Pentacrinusartige Larve von Antedon rosacea Norm. Vergr. 10fach. Nach Thomson.

Wenn man also den Anschluß der Chordaten an die anderen Tiere sucht, so muß man von jenen dreien, der Aszidienlarve, dem Amphioxus und etwa dem Neunauge


Abb. 72. Lanzettfischchen oder Amphioxus (Branchiostoma lanceolatum Yarr.). Einige bis auf das Vorderende in den Sand vergraben, andre auf dem Sande ruhend, andre frei schwimmend.

(Petromyzon) ausgehen. Über die Herkunft der Chordatiere sind zahlreiche Theorien aufgestellt; man hat sie von Schnurwürmern, Ringelwürmern und Gliederfüßlern ableiten wollen. Zunächst ist die Frage zu entscheiden: stammen sie von gegliederten Vorfahren ab, oder hat sich die Segmentierung erst innerhalb des Chordatenstammes entwickelt. Amphioxus und die Wirbeltiere sind gegliedert, die Manteltiere dagegen, auch als Larven, ungegliedert. Bei dem rückgebildeten Zustande der Manteltiere ist die Annahme nicht unwahrscheinlich, daß die Gliederung bei ihnen verloren gegangen ist. Dann stammen die Chordaten offenbar von segmentierten Tieren ab. Wenn dagegen der Mangel ein ursprünglicher ist, dann ist bei den Chordatenvorfahren des Amphioxus und der Wirbel-

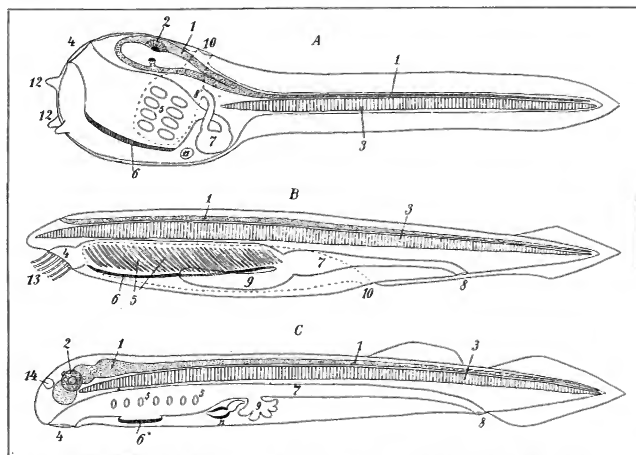


Abb. 73. Schema des Baues einer Aszidienlarve (*A*), des Amphioxus (*B*) und eines niederen Fisches (Neunauges, *C*).

1 Rückenmark, *2* Auge, *3* Chorda, *4* Mund, *5* Kiemenspalten, *6* Endostyl, *6'* Thymusdrüse, *7* Darm, *8* After, *9* Darmdrüse (Leber), *10* Mündung des Peribranchialraums, dessen Umfang durch punktierte Linien angedeutet ist, *11* Herz, *12* Haftpapillen, *13* Mundcirrhen, *14* Riechgrube. In Anlehnung an Seeliger (*A*) und Goette (*C*).

tiere die Gliederung erst selbständig entstanden; die Herleitung der Chordatiere geschieht dann durch ein paar isoliert stehende, artenarme Gruppen, durch Balanoglossus und Cephalodiscus, von nemertinenartigen Vorfahren.

Für die Ableitung von segmentierten Vorfahren sprechen sehr gewichtige Gründe, und zwar kommen als solche nicht die sehr spezialisierten Gliederfüßler, sondern die Ringelwürmer in primitiveren Formen in Betracht, bei denen das zentrale Nervensystem noch innerhalb der Epidermis liegt. Eine gewichtige Stütze für die Vergleichung von Ringelwürmern und Chordaten bieten die segmental angeordneten Nephridien (Nierenorgane) bei beiden. Der Bau der Amphioxusnephridien fordert einen Vergleich mit denen mancher Ringelwürmer geradezu heraus, und auch bei den Wirbeltieren erinnert der Bau der in die Leibeshöhle frei geöffneten Vornierenkanälchen durchaus an Ver-

hältnisse bei den Ringelwürmern; ob freilich die Nephridien oder die oft mit ihnen verbundenen segmentalen Geschlechtsausführgänge der Ringelwürmer in der Vor- und Urniere der Wirbeltiere wiederzuerkennen sind, ist noch strittig. Das Zentralnervensystem aber liegt bei den Ringelwürmern mit Ausnahme des Oberschlundganglions ventral vom Darmkanal, bei den Chordaten dorsal davon; es müßte also die Rückenseite der Chordatiere der Bauchseite der Ringelwürmer entsprechen. Als Stütze für eine solche zunächst erstaunliche Annahme läßt sich anführen, daß sich an dotterreichen Eiern, wo die Embryonalanlage zunächst nur eine Seite des späteren Tieres darstellt, bei den Ringelwürmern (z. B. dem Regenwurm und den Egeln) die Bauchseite, bei den Chordatieren die Rückenseite, je mit dem zentralen Nervensystem in der Mittellinie, zuerst anlegt. Auch die Verhältnisse des Blutkreislaufes entsprechen einer solchen Vergleichung gut: bei

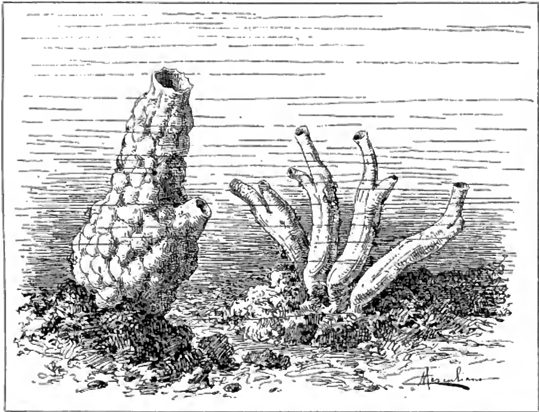


Abb. 74. Seescheiden (Aszidien); links Ascidia mammillata Cuv., rechts Ciona intestinalis L.

den Ringelwürmern strömt das Blut im Bauchgefäß von vorn nach hinten, im Rückengefäß von hinten nach vorn, bei den Chordaten umgekehrt; bei beiden hat also der dem Zentralnervensystem benachbarte Blutstrom die gleiche Richtung. Eine bedeutendere Schwierigkeit für die Vergleichung bietet nur das Oberschlundganglion der Anneliden: bei ihnen wird der Mund vom Zentralnervensystem umgeben, bei den Chordaten liegt er ventral davon. Es sind verschiedene Hypothesen aufgestellt, um diese Schwierigkeit zu beheben: daß der dem Oberschlundganglion der Ringelwürmer entsprechende Abschnitt im Zentralnervensystem der Chordaten zugrunde gegangen sei, oder daß der Mund bei den Chordaten im Vergleich zu dem der Anneliden verlagert sei. Für keine dieser Hypothesen lassen sich genügend stützende Tatsachen anführen. Immerhin bleibt, unserer Ansicht nach, die Ableitung der Chordaten von primitiven Ringelwürmern die in jeder Hinsicht am ehesten befriedigende.

In der Reihe der Chordatiere stellen die Manteltiere, wie schon erwähnt, einen rückgebildeten Zweig dar. Amphioxus dagegen dürfte der Vorfahrenform der Wirbeltiere

außerordentlich nahestehen; man hat ihn mit Recht die dauernde Wirbeltierlarve genannt. Höhere Ausbildung des Stützsystems, des Nervensystems, des Verdauungskanals, des Blutkreislaufs sind es besonders, wodurch die Fische über Amphioxus hinausgehen: das Skelett, das Gehirn, die Darmdrüsen und das Herz zeichnen sie vor dieser Urform aus; aber für alle diese Organe sind beim Amphioxus schon die Grundlagen vorhanden, die nur weiter ausgebildet worden sind. Im Gegensatz zu Amphioxus besitzen die Wirbeltiere einen vom übrigen Körper gesonderten Kopf, der im fertigen Zustand als unsegmentierter Abschnitt dem segmentierten Vorderende des Amphioxus entgegensteht. Goethe und Oken glaubten zwar, im fertigen Schädel der Wirbeltiere Spuren einer ursprünglichen Entstehung aus hintereinander liegenden Wirbeln zu finden; diese Wirbeltheorie des Schädels hat sich nicht als stichhaltig erwiesen. Aber entwicklungsgeschichtlich läßt sich auch hier, wenigstens in der hinteren Hälfte des Gehirns, eine Segmentierung wahrnehmen, sowohl am Nervensystem wie in der Muskulatur, und die vom Gehirn abgehenden Nervenpaare bewahren auch beim fertigen Tiere die Spuren dieser Segmentierung (vgl. unten bei Nervensystem).

Im Reiche der Fische bildet sich dann das typische Skelett der Wirbeltiere, vor allem die Wirbelsäule, erst aus. Bei den Rundmäulern (Zyklostomen, mit Neunaugen und Schleimfischen) bildet noch die Rückensaite das Hauptstützorgan des Körpers, an das sich knorplige Spangen zum Schutze für das zentrale Nervensystem angliedern; bei den Selachiern (Haifischen und Rochen) bildet sich dann die knorplige Wirbelsäule, indem die Wirbelkörper sich um die Chorda herum anlegen und diese mehr und mehr verdrängen; in der Gruppe der Schmelzschupper (Ganoiden) kommt es zur Verknöcherung des Innenskeletts. Die Herrschaft der Chorda und des Knorpelskeletts wiederholt sich bei allen höheren Wirbeltieren im Verlauf der Einzelentwicklung. — Von fischähnlichen Vorfahren leiten sich dann die Landbewohner ab, wie die Wiederholung des Kiemenapparats in der Entwicklung (vgl. oben S. 65) beweist: zunächst die Amphibien, die als Larven noch einen zweifellosen Fischzustand durchlaufen. Von amphibienartigen Vorfahren stammen die Reptilien, und niedere Reptilien haben den Säugern ihren Ursprung gegeben. Die Vögel dagegen stammen von schon spezialisierten Reptilien; sie haben mit dieser Klasse so zahlreiche Vergleichspunkte behalten, daß man beide als Sauropsiden zusammenfassen oder wohl besser noch die Vögel als eine Unterklasse in dem so ungemein vielgestaltigen Reptilienstamm bezeichnen kann. Jedenfalls werden Reptilien, Vögel und Säuger durch die große Ähnlichkeit ihrer Entwicklung vereinigt: die Bildung schützender Hüllfalten, aus denen das Amnion hervorgeht, und die Verwendung einer erweiterten Darmausstülpung, der Allantois, zur Atmung für den Embryo (Abb. 48 S. 85) sind so eigenartige Erscheinungen und zeigen in ihrer Entstehung bei diesen Gruppen so große Ähnlichkeit, daß sie nur von einem gemeinsamen Vorfahren ererbt, nicht aber selbständig erworben sein können. Man faßt daher diese drei Klassen als Amniontiere, Amnioten zusammen und setzt sie in Gegensatz zu den Fischen und Amphibien, die als Anamnier bezeichnet werden. Die Säuger unmittelbar von Amphibien abzuleiten, wie es manche wollen, erscheint aus solchen Gründen unmöglich.

In der ganzen phylogenetischen Rekonstruktion des Stammbaumes der Tiere liegt, wie diese Darlegungen zeigen, im einzelnen unendlich viel Hypothetisches. Es sind große Lücken vorhanden, die so oder so überbrückt werden können, Ähnlichkeiten, die verschiedene Deutung gestatten, Verschiedenheiten, die als wesentlich oder geringfügig aufgefaßt werden können. Ja man kann sagen, daß es kaum zwei Zoologen gibt, die im einzelnen über

alle Punkte der Tierverwandtschaft gleicher Ansicht wären. Deshalb bietet auch die hier gegebene Darstellung durchaus nur eine der möglichen Anschauungen, wie sie eben nach der subjektiven Ansicht des Verfassers am meisten Wahrscheinlichkeit hat. Aber diese Meinungsverschiedenheiten im einzelnen haben mit der Grundanschauung, mit der Annahme der Abstammungslehre nicht das geringste zu tun. Diese Lehre fordert zwar den verwandtschaftlichen Zusammenhang der Tiere, aber sie wird nicht dadurch erschüttert, daß die sichere Ableitung des Stammbaums stellenweise auf Schwierigkeiten stößt. Daher können auch solche Auffassungsunterschiede nicht gegen die Abstammungslehre ins Feld geführt werden: sie ist und bleibt eine wohlbegründete Theorie.

Im Bau der Tiere finden wir überall die Spuren ihrer Herkunft von andersgestaltigen Vorfahren. Jedes Organ ist in seinem Bau doppelt bedingt: durch seine Geschichte und durch seine Verrichtung; von den Vorfahren ererbte und in Anpassung an die Funktion erworbene Eigentümlichkeiten durchflechten sich in ihm zu einer Einheit. Der Aufbau der Organe ist geradezu hervorgegangen aus dem Streit des konservativen Elementes der Vererbung und des fortschrittlichen Elementes der Anpassung. Aber das letztere erweist sich als das mächtigere und hat in vielen Fällen die Spuren palingenetischer Reminiszenzen fast ganz verwischt. So tritt der Zusammenhang zwischen Bau und Geschichte gerade bei den höchstentwickelten Tieren mehr und mehr zurück gegenüber dem zwischen Bau und Verrichtung. „Lebensäußerung und Bau verhalten sich zueinander wie die zwei Seiten einer Gleichung. Man kann keinen Faktor, auch nicht den kleinsten, verändern, ohne die Gleichung zu stören" (Leuckart) Das wird uns in den folgenden Betrachtungen auf Schritt und Tritt entgegentreten.

Erstes Buch

Statik und Mechanik des Tierkörpers

A. Körperform und Bewegung bei den Einzelligen.

1. Amöboide Körpergestalt und Bewegung.

Die äußere Körpergestalt ist der sinnenfälligste Ausdruck für die Eigenart, die eine Gruppe von Lebewesen miteinander gemein haben. Mit Recht wird sie als erstes und wichtigstes Merkmal zur Kennzeichnung einer Organismenart benutzt; denn sie ist zugleich der Ausdruck zahlreicher innerer Eigentümlichkeiten: sie beruht auf der Beschaffenheit und Anordnung der Bestandteile, die den Körper aufbauen, und in dem Maße, als diese bei verschiedenen Tierarten voneinander abweichen, wird auch die Körpergestalt verschieden sein. Beschaffenheit und Anordnung der Bestandteile bedingen in jedem Einzelfalle die Statik des Körpers, die Art wie sich der Körper in sich trägt, wie seine Form zustandekommt.

Bei den Protozoën sind es die Einzelteile des Zelleibes, auf deren Beschaffenheit und Anordnung die Gestalt beruht. Eine Zelle ist ein Tröpfchen des Protoplasma, also einer zähflüssigen Substanz. Die Gestalt, die ein isoliertes Tröpfchen einer zähflüssigen Masse von gleichartiger Beschaffenheit annimmt, ist durch mechanische Gesetze bestimmt. Einerseits hängt sie ab von den in der Masse wirkenden Kräften der Kohäsion; andrerseits aber wird sie durch die Verhältnisse mit bedingt, die von außen auf den Tropfen einwirken, wie die Schwerkraft, die Wechselbeziehungen zwischen der Substanz und den festen, flüssigen oder gasförmigen Stoffen in ihrer Umgebung, die Form der Unterlage. Im einfachsten Falle, wenn nämlich diese äußeren Einflüsse allerseits die gleichen sind — wie etwa bei einem Öltropfen, der in einer Flüssigkeit von der gleichen Dichte schwebt — nimmt der Tropfen Kugelgestalt an, also jene Gestalt, die bei gegebener Masse die geringste Oberfläche darbietet. Es ist die überall gleiche Spannung seiner Oberfläche, die diese Gestalt herbeiführt. In ähnlicher Weise ist auch die Gestalt der Zellen von ganz bestimmten Bedingungen abhängig. Wenn aber verschiedene Zellen unter gleichen äußeren Verhältnissen verschiedene Gestalt haben, so weist das darauf hin, daß die inneren Bedingungen in diesen Zellen verschieden sind; der Mannigfaltigkeit der Formen entspricht dann eine gleichgroße Mannigfaltigkeit in Beschaffenheit und Anordnung der Zellbestandteile.

Eine nackte Zelle, deren Substanz von keiner äußeren Membran umfaßt wird, läßt sich am ehesten mit einem zähflüssigen Tröpfchen vergleichen. Wenn die äußeren Bedingungen allerseits in gleicher Weise auf sie einwirken, können wir erwarten, daß sie Kugelgestalt annimmt. Dies ist denn auch die Gestalt der frei im Wasser schwebenden hüllenlosen Protozoën, der Sonnentierchen (Heliozoen) und Strahltierchen (Radiolarien). Kugelgestalt nehmen auch nackte Protozoën an, die sich den Reizen der Umgebung durch Bildung einer äußeren Kapsel entziehen, um in einen Ruhezustand einzugehen, z. B. eingekapselte Amöben. Unregelmäßig wird jedoch die Form nackter Zellen, die sich an der Grenze zweier Medien aufhalten, etwa am Boden des Wassers, wo sie auf einer Seite von der festen Unterlage, auf der anderen vom Wasser beeinflußt werden; da aber auch

die Beschaffenheit der Unterlage nicht überall, wo sie mit ihr in Berührung kommen, genau die gleiche zu sein braucht und ebenso die Beschaffenheit des Wassers in ihrer Umgebung wechseln kann, so sind sie einer großen Mannigfaltigkeit von Bedingungen ausgesetzt. Die Obenflächenspannung, die ihre Gestalt bedingt, wird dadurch verschieden beeinflußt, sie wird hier größer, dort geringer. Die Formen einer nackten Zelle sind daher so mannigfach wie die jeweilige Kombination der auf sie wirkenden äußeren Bedingungen. Daher sind kaum je zwei Individuen, oder zwei Zustände desselben Individuums zu verschiedenen Zeiten einander gleich, ausgenommen die erwähnte Einkugelung zum Ruhezustand. Solche Zellen heißen amöboid. Wir begegnen der amöboiden Körperform häufig in der Reihe der Protozoën, besonders bei den Wurzelfüßlern (Rhizopoden) und bei manchen Geißeltierchen. Trotz ihrer Veränderlichkeit sind die Gestalten bei den einzelnen Arten charakteristisch. Eine äußere körnchenlose Schicht des Protoplasmas, das Ektoplasma, bildet eine elastische Hülle um das innere, körnchenreiche Entoplasma; deren größere oder geringere Zähflüssigkeit, ihre nach den Arten wechselnde Gerinnungsfähigkeit bei Berührung mit Wasser, ihre verschiedene Reaktionsfähigkeit auf äußere chemische und mechanische Einflüsse sind es wahrscheinlich, wovon die Eigenart der Gestalt abhängt.

Meist aber haben die Protozoën eine feste äußere Gestalt, in der sie entweder stetig verharren oder in die sie zurückkehren, wenn durch vorübergehend wirkende innere oder äußere Kräfte, durch Kontraktionen des Körpers oder durch mechanischen Druck eine Gestaltveränderung verursacht war. Die Formbeständigkeit beruht auf der Anwesenheit einer elastischen Hülle, einer Pellicula, die das Protoplasma überzieht und vermöge ihrer Elastizität immer wieder in die gleiche Gestalt zurückzwingt. Zuweilen wird die Formbeständigkeit durch innere Versteifungen erhöht, z. B. durch feste Fäden, die zwischen gegenüberliegenden Punkten der Pellicula ausgespannt sind. So ist es bei der Mehrzahl der Protozoën, besonders bei vielen Geißeltierchen und dem großen Heer der Wimperinfusorien. Meist ist die Pellicula zart; sie kann aber auch so dick werden, daß sie wie ein Panzer wirkt und jede auch nur vorübergehende Formveränderung behindert; so ist es z. B. bei den Dinoflagellaten (Abb. 51 C), oder bei den Euplotes-Arten unter den Wimperinfusorien. Solche Panzer sind Schutzeinrichtungen, wie sie auch vielen nackten Protozoën in Schalen und Skeletten verschiedenster Art zukommen.

Der Verschiedenheit in der Körperbeschaffenheit der Protozoën entspricht auch die Verschiedenheit in ihren Bewegungen, insbesondere in der Ortsbewegung. Bei den nackten Formen ist es die Formveränderlichkeit des Gesamtkörpers, die oft eine besondere Art der Ortsbewegung zuläßt. Diese amöboide Bewegung kann man geradezu als ein Weiterfließen bezeichnen: es strömt an einer oder mehreren Stellen des Zellumfangs ein Protoplasmalappen auf der Unterlage vorwärts, an anderen Stellen werden solche eingezogen; indem sich zahlreiche solche Lappen in der gleichen Richtung erstrecken, bewegt sich der ganze Zelleib langsam nach dieser Seite fort. Diese Protoplasmalappen sind wie Füßchen, die den Körper nachziehen; man hat sie als Scheinfüßchen (Pseudopodien) bezeichnet. Die Pseudopodien haben bei den verschiedenen Gruppen von Wurzelfüßlern ihre besondere Gestalt. Bei den Amöben sind sie lappig, und zwar bei den einzelnen Arten wieder von verschiedenem Aussehen: bei Amoeba verrucosa Ehrbg. kurz, breit und plump, bei A. proteus Leidy schlanker und länger, dünn und spitz bei A. radiosa Duj.; bei den Foraminiferen sind sie äußerst feine Fädchen, die oft miteinander streckenweise verschmelzen und Netze bilden; ähnlich, aber nicht verschmelzend, sind die Pseudopodien

der Heliozoën und Radiolarien. Die Bewegung mittels der Pseudopodien geschieht durchaus nicht immer in der gleichen Richtung: nach dieser und jener Seite werden sie ausgesandt, und der Körper kann sich dabei bald hier-, bald dorthin bewegen. Die Amöben nehmen bei schnellerer Fortbewegung nach der gleichen Richtung in der Regel eine blatt- oder tränenförmige Gestalt an, mit der Längserstreckung in der Bewegungsrichtung; Pseudopodien nach verschiedenen Seiten werden dabei nicht gebildet, sondern das vorfließende breitere Ende ist gleichsam ein einziges Pseudopodium. Foraminiferen vermögen nicht sich in solcher Weise zu bewegen; bei ihnen sind es stets die Pseudopodien, die den Körper fortziehen. Bei Heliozoën und Radiolarien dienen die Pseudopodien nicht der Ortsbewegung.

Die genauere Untersuchung zeigt, daß die amöboide Fortbewegung nicht immer in ganz gleicher Weise zustande kommt. Bei Formen mit leichter flüssigem Ektoplasma, wie bei der im Darm der Küchenschabe schmarotzenden Amoeba blattae Bütschli und bei der Gattung Pelomyxa ist das Ektoplasma in fließender Bewegung derart, daß in der Mittellinie der Unterseite ein Strom nach vorn läuft, sich dort teilt und an den Seiten rückwärts läuft; diese Strömungen der durchsichtigen Außenschicht werden dem Beobachter dadurch sichtbar, daß durch die Reibung Körnchen des angrenzenden Entoplasmas mitgerissen werden. Die Strömungen bewirken durch Reibung an der Unterlage die Fortbewegung. Dagegen ist bei anderen Formen, deren Ektoplasma eine mehr verfestigte, geronnene Oberflächenschicht zu haben scheint, die Bewegung mehr ein Rollen, der Bewegung eines Rades vergleichbar: die Amöbe wälzt sich vorwärts (Abb. 75); ein bestimmter Punkt der Oberfläche, der zunächst am hinteren Ende liegt, wandert nach oben und vorn, am vorderen Ende dann abwärts, und da, wo er jetzt die Unterlage berührt, bleibt er liegen, bis die Amöbe so weit fortgerollt ist, daß er am Hinterrande der unteren Fläche wieder losgelöst wird und die Auf- und Vorwärtsbewegung von neuem beginnt. Dabei flacht sich der Zelleib gegen den Vorderrand zu ab und liegt der Unterlage an, am Hinterende ist sie dicker und eine Strecke weit von der Unterlage losgelöst. Je zäher die Außenschicht ist, um so deutlicher wird dieses Rollen; am auffälligsten ist es vielleicht bei Amoeba verrucosa Ehrbg., deren Oberfläche schon durch ihre Unebenheit die zähe Beschaffenheit des Ektoplasmas verrät.

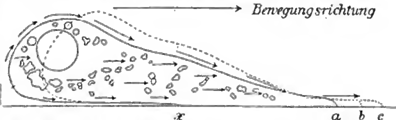


Abb. 75. Schema der Bewegungen einer kriechenden Amöbe, von der Seite. Die Pfeile zeigen die Richtung des Strömens, die längeren bezeichnen schnellere Strömung. Das Vorderende ist dünn und bis *x* der Unterlage angeheftet; die untere Fläche von *a* bis *x* ruht. Das hintere Ende ist hoch und abgerundet und haftet nicht an der Unterlage. *a b c* zeigen die aufeinander folgende Lage des Vorderrandes. Die punktierte Linie zeigt die Stellung der Amöbe wenig später. Nach Jennings.

Die Veranlassung zu dem Strömen des Zellinhalts nach bestimmten Richtungen scheint durch Veränderungen gegeben zu werden, die in der Spannung an einzelnen Stellen der Oberfläche eintreten. Äußere oder innere physikalische oder chemische Einflüsse können eine lokale Verringerung dieser Spannung bewirken, und dann muß, infolge des Oberflächendrucks, der Zellinhalt nach der Stecke geringerer Spannung abfließen. Eine solche Wirkung scheint z. B. der galvanische Strom zu haben, der eine Amöbe zwingt, in der Richtung der Kathode, des negativen Poles, zu „kriechen". Auch die öfter wiederholte Beobachtung, daß eine größere Amöbe auf eine kleinere Jagd macht, läßt sich vielleicht so erklären, daß die chemischen Bestandteile der Kriechspur auf

8*

die Oberflächenspannung der Verfolgerin da, wo sie mit ihr in Berührung kommt, herabmindernd wirkt und so ein Fließen der letzteren nach dieser Richtung, ein Nachkriechen, mit Notwendigkeit auslöst. Künstliche Schaumtropfen kann man durch lokale Herabsetzung der Oberflächenspannung zu amöbenartigen Bewegungen veranlassen, die ganz die gleichen Strömungsbilder zeigen wie die Bewegungen der Amöben.

Die Geschwindigkeit, mit der eine bestimmt gerichtete Fortbewegung bei Amöben und ähnlichen Protozoën vonstatten geht, ist recht verschieden. Am langsamsten bewegt sich wohl auf diese Weise Trichosphaerium, ein den beschalten Amöben verwandter Wurzelfüßler: er wälzt sich so langsam fort, daß die Wegstrecke in einer Stunde nur etwa $1/_{100}$ mm betragen würde. Aber auch die beweglicheren Amöben sind nicht schnell: die zähflüssige Amoeba verrucosa Ehrbg. würde in der Stunde noch nicht 2 mm, Amoeba limax Duj. etwa $3^1/_2$ mm, A. geminata Penard 5 mm und mehr an Weg zurücklegen.

2. Bewegungsarten bei formbeständigen Protozoën.

Wo aber eine elastische Zellhaut das Protoplasma in bestimmte Formen zwängt, da ist eine amöboide Bewegung nicht möglich. Man kann zwar in manchen Infusorien eine Rotation des Protoplasmas im Zellinneren an der Strömung der darin enthaltenen Körnchen u. dgl. erkennen, besonders deutlich bei manchen Paramaecium-Arten; aber damit kommt es nicht zu einer Fortbewegung. Bei den formbeständigen Protozoën sind besondere Bewegungswerkzeuge vorhanden, die sich zuckend bewegen, während der übrige Körper seine Gestalt mehr oder weniger unverändert beibehält: es sind bewegliche Plasmafäden, die Geißeln und Wimpern; sie treiben diese nur im Wasser lebenden Tiere vorwärts wie die Ruder den Kahn.

Der großen Verbreitung dieser beweglichen Protoplasmafäden bei den Einzelligen entspricht die Verschiedenheit der Ausbildung, in der sie auftreten. Entweder sind es längere und dickere Fäden, die nur in der Ein- oder Zweizahl, selten zu dreien an einer Zelle vorkommen, wie die Geißeln der Flagellaten. Oder ihre Größe ist geringer und sie treten in großer Zahl als sogenannte Wimper- oder Flimmerhaare auf, die bei den Wimperinfusorien (Ciliata) allgemein verbreitet sind. Die Wimpern können wiederum bündel- oder reihenweise miteinander verkleben zu sogenannten Cirren oder zu undulierenden Membranen. Auch die Bewegungen dieser Plasmafäden sind wechselnd: die häufigsten Formen des Cilienschlages kann man als hakenförmig, wellenförmig und trichterförmig bezeichnen; doch gibt es allerhand Übergänge von einer Form zur andern und Kombinationen verschiedener Formen. Die Geißeln der Flagellaten z. B. bewegen sich meist wellenförmig, jedoch so, daß die Biegungen der Geißel nicht in einer Ebene liegen, sondern pfropfenzieherartig in einer Spiralbahn verlaufen. Dabei schreiten eine oder mehrere Schlängelungen von der Spitze der Geißel gegen den Zellkörper vor, und durch den Widerstand des Wassers nach vorn gedrängt, ziehen sie den Zellkörper nach; es geht also bei der Bewegung der Flagellaten die Geißel voran. Peitschenförmige Bewegungen der Geißel dagegen dienen dazu, die Richtung des Schwimmens mit einem Ruck zu verändern. Dagegen ist die Bewegung der Wimpern im allgemeinen hakenförmig: auf ein schnelles Einknicken folgt ein langsames Aufrichten. Indem zahlreiche Wimpern so in der gleichen Richtung schlagen, treiben sie, wie unzählige Ruder, den Körper im entgegengesetzten Sinne vorwärts. Beim Schwimmen im freien Wasser drehen sich die Infusorien um ihre Längsachse; wenn sie sich jedoch, wie viele tun, mehr gleitend

als schwimmend auf der Unterlage bewegen, unterbleibt diese Drehung. Manche Infusorien vermögen sich springend fortzubewegen, z. B. Cyclidium und Halteria; diese Sprünge kommen ebenso zustande wie die Schwimmbewegungen: das Infusor liegt mit seinen starr ausgestreckten, besonders langen Wimpern ruhig da, und durch plötzliches, gleichzeitiges Einknicken derselben schleudert es sich fort, um wieder ruhig zu liegen. Bei den hypotrichen Infusorien stehen die Wimpern nur auf der Bauchseite und sind meist bündelweise zu Cirren verschmolzen; mit Hilfe dieser Cirren können die Tierchen wie mit zahlreichen Beinchen auf der Unterlage hinlaufen (vgl. Stylonychia, Taf. 7).

Man hat viel darüber nachgedacht, wie die Bewegung der Wimpern zustande kommt. Sicher ist sie autonom, d. h. die bewegenden Kräfte sitzen in der Wimper selbst; denn auch abgetrennte Wimpern vermögen noch zu schlagen. Am wahrscheinlichsten ist die Annahme, daß sich die Wimper aus zwei Substanzen zusammensetzt, einer zusammenziehbaren, aktiven und einer elastischen, passiven Substanz, von denen die erste die Einknickung, letztere die Streckung bewirkt. In der Tat ist es auch hier und da gelungen, zweierlei Substanzen an den Wimpern zu beobachten.

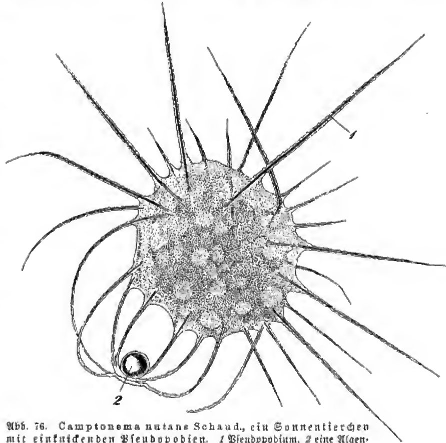


Abb. 76. Camptonema nutans Schaud., ein Sonnentierchen mit einknickenden Pseudopodien. 1 Pseudopodium, 2 eine Algenzelle, die von einer Anzahl Pseudopodien erfaßt ist. Nach Schaudinn.

Keineswegs ist die Bewegung mittels schlagender Protoplasmafäden von der Protoplasmaströmung der amöboid beweglichen Protozoën grundverschieden. Einerseits finden sich beide Bewegungsarten zuweilen bei demselben Tier: wir treffen Amöben mit Geißeln (Mastigamoeba Abb. 49 S. 85) und Sonnentierchen mit Geißeln (Dimorpha Abb. 50). Andrerseits gibt es Zwischenformen, die zwischen Pseudopodium und Geißel die Mitte halten und Eigenschaften beider vereinigt zeigen. Bei einem Wurzelfüßler der Nordsee, Trichosphaerium, und einer den Heliozoën nahestehenden Wurzelfüßlerform, Camptonema nutans Schaud. (Abb. 76), sind die einziehbaren Pseudopodien, die allerdings nicht der Ortsbewegung dienen, fähig zur Ausführung kreisender Bewegungen; ja bei der letzteren knicken sie sogar bei Berührung an der gereizten Stelle hakenförmig ein, um sich dann langsam wieder aufzurichten.

Die Bewegung durch Geißeln und Wimpern ist keine besonders kräftige und vermag nur Tiere mit geringem Übergewicht, im allgemeinen nur sehr kleine Tiere frei im Wasser zu tragen. Die Maße der Flagellaten zählen meist nur nach hundertstel Millimetern, und nur die Euglena-Arten, die ihr Schwimmen durch Schlängelungen des Körpers unterstützen können (Taf. 7, rechts unten), erreichen eine Länge von mehr als 0,1 mm, einzelne

(Euglena oxyuris Schmarda) fast bis 0,4 mm. Kräftiger als die Bewegung durch Geißeln ist die mittels Wimpern. Durch fein ausgedachte Versuche hat Jensen die absolute Kraft des Wimperinfusoriums Paramaecium aurelia Ehrbg. festgestellt: dieses vermag durch den Schlag der seinen Körper bedeckenden Wimpern das Neunfache seines im Wasser erleichterten Gewichts zu heben. Paramaecium mißt etwa $1/4$ mm in der Länge. Denken wir uns ein solches Tierchen vergrößert, so wächst die Masse verhältnismäßig schneller als die Oberfläche: bei neunfacher Länge ist die Oberfläche 81, die Masse 729mal so groß geworden. Mit der Oberfläche ist die Zahl der Wimpern und damit auch deren Gesamtleistung im gleichen Maße gewachsen; es kommt also jetzt auf die gleiche Wimperkraft die 9fache Masse. Ein solches Tier von $2^1/_4$ mm Länge könnte sich also eben noch durch die Kraft seiner Wimperung im Wasser schwebend erhalten, würde aber keine Kraft mehr zur Überwindung des Wasserwiderstandes für die Vorwärtsbewegung verfügbar haben. So sind denn auch nur wenige Infusorien mit ganz bewimpertem Körper (holotriche und heterotriche Infusorien) größer als Paramaecium; hauptsächlich sind es solche, die einen abgeflachten Körper und daher eine verhältnismäßig große Oberfläche haben, wie der blattartig flache Loxodes rostrum Ehrbg., der bis $1/2$ mm lang wird. Bursaria truncatella Müll., die $2/3$ mm erreicht, ist in ihren Bewegungen auffällig langsam und schwerfällig. Dagegen sind die nur teilweise bewimperten hypotrichen und peritrichen Infusorien, bei denen die Bewimperung auf die Unterseite bzw. auf eine oder zwei Wimperzonen beschränkt ist, viel kleiner und kommen, so weit sie frei zu schwimmen vermögen, über $1/5$ mm nicht hinaus; nur die auf der Unterlage „laufenden" Hypotrichen (wie Stylonychia vgl. Taf. 7) können $2/3$ mm und etwas mehr erreichen. Daß eine solche Einschränkung der Größe nicht in der Natur der Protozoën als einzelliger Tiere liegt, zeigen die Ausmaße, die andere Protozoën erreichen: die amöbenartige Pelomyxa palustris Gr. kann 2 mm im Durchmesser haben; unter den Foraminiferen erreichten die Nummuliten einen Durchmesser ihres Gehäuses von mehreren Zentimetern; von den im Wasser schwebenden Sonnen- und Strahltierchen (Heliozoën und Radiolarien) haben Actinosphaerium eichhorni St. bis 1 mm, Aulosphaera 1,5 bis 2 mm, Thalassicolla bis 3 mm Durchmesser. — Die Geschwindigkeit ist bei der Wimperbewegung eine große im Vergleich zur amöboiden Bewegung: Paramaecium legt in der Sekunde 1—1,4 mm, also in der Stunde eine Strecke von $3^1/_2$—5 m zurück. Bei der Beobachtung dieser Tierchen im Mikroskop erscheint ihre Geschwindigkeit allerdings viel größer, aber man darf nicht vergessen, daß die zurückgelegten Strecken hier ebenso stark vergrößert werden wie die Tiere selbst.

Noch einer dritten Art der Bewegung begegnen wir bei den Protozoën: besonders bei zahlreichen Wimperinfusorien, aber auch bei manchen Radiolarien und bei den parasitischen Gregarinen finden sich im Protoplasma nahe der Körperoberfläche fadenartige Bildungen, die sich auf bestimmte Reize hin durch Zusammenziehung verkürzen und wieder ausstrecken. Sie haben also die gleiche Fähigkeit wie die Muskelfasern der Metazoën; mit diesen hat man sie auch verglichen und sie als Muskelfäden oder Myophanfäden (Myoneme) bezeichnet. Sie sind imstande, durch ihre Tätigkeit die Körperform des Tierchens stark zu verändern; die Zusammenziehungen der Trompetentierchen (Stentor) beruhen auf dem reichlichen Vorhandensein solcher Fäden, die in leichter Spirale in der Längsrichtung des Körpers verlaufen (vgl. Taf. 7). Auch das spiralige Zusammenziehen des Stieles der Glockentierchen (Vorticella, Taf. 7 links unten) wird in dieser Weise bewirkt: auf der Innenfläche der zylindrischen elastischen Wand des

Stieles zieht sich in steiler Spirale ein Myophanfaden herab, der der Wand überall anhaftet; durch Kontraktion des Fadens wird also die Wandung in dieser Linie am am stärksten verkürzt; der Stiel würde kreisförmig eingebogen, wenn der Faden gerade in seiner Wand verliefe; da dieser aber eine Spirale beschreibt, wird der Stiel in ebenso viele korkzieherartige Windungen gezwungen, wobei der stärkst verkürzte Teil seiner Wand der Achse der Spirale zugekehrt ist. Bei den Gregarinen kann durch Hin- und Herbewegen des Körpers mittels der Myophanfäden auch eine fortschreitende Bewegung hervorgerufen werden.

Die geradlinigen Ortsbewegungen der Gregarinen, die der Beobachtung leicht zugänglich sind, kommen auf eine sehr sonderbare Weise zustande. Läßt man nämlich eines dieser Sporozoën in einer mit Tuschekörnchen versetzten Flüssigkeit kriechen, so erkennt man, daß es eine helle Spur hinterläßt. Diese besteht aus gallertigen Fäden, die von der Oberfläche der Gregarine abgeschieden werden und bei der Berührung mit Wasser erstarren. In den Furchen der Oberfläche werden diese Fäden gegen das Hinterende des Tieres geleitet und vereinigen sich dort zu einem Hohlzylinder, der sich der Unterlage anheftet und die Kriechspur bildet. Indem nun durch fortwährende Abscheidung der gallertigen Substanz die Fäden immer verlängert werden, schiebt sich der Körper entsprechend vorwärts. Eine besonders schnelle Gregarinenart legt so einen Millimeter in drei Minuten zurück; meist sind aber dazu 9—10, ja selbst 25 Minuten erforderlich. Sobald der unter der Kutikula angehäufte Vorrat an Gallerte verbraucht ist, muß die Gregarine so lange in Ruhe verharren, bis er wieder ersetzt ist. Es ist bezeichnend, daß eine so verschwenderische Art der Fortbewegung bei einem Schmarotzer vorkommt, dem stets Nahrung im Überfluß zum Ersatz der verbrauchten Stoffe zur Verfügung steht.

B. Körpergestalt und Bewegung bei den Metazoën.

1. Allgemeine Bemerkungen über das Stützgerüst des Metazoënkörpers.

Wenn es zur mechanischen Festigung der Einzelzelle des Protozoënleibes nur weniger Mittel bedurfte, so sind bei den Metazoën kompliziertere Einrichtungen nötig, um das Gewicht des Körpers zu tragen und seine Teile in der gegenseitigen Lage zu erhalten; sie müssen um so komplizierter sein, je größer das Gewicht, je mannigfaltiger die Teile sind. Im Wasser, wo sich das Gewicht des Körpers um das Gewicht der verdrängten Wassermasse vermindert, können daher die Stützeinrichtungen viel einfacher sein als in einem weniger dichten Medium. Tiere von so wenig festem Aufbau wie Quallen sind in Luftumgebung nicht denkbar; wirft die Welle eine Meduse ans Ufer, so ist von den graziösen Umrissen des Schirmes und Mundstiels, von den flottierenden Tentakeln und den gefällig geschnittenen Randlappen nichts mehr übrig als ein formloser Gallertklumpen. Die Komplikation des Stützapparates erhöht sich auch mit zunehmender Beweglichkeit der Tiere: Festigkeit der Körperformen und Beweglichkeit sind eigentlich Gegensätze; damit sie sich vereinbaren lassen, sind besondere Einrichtungen in Bau und Anordnung der Stützorgane notwendig.

Eine wirkliche Unbeständigkeit der Form, einen fortwährenden Formwechsel nach Art der Amöben, haben wir bei den Metazoën nicht. Der Körper ist stets von einer zelligen Oberhaut (Epidermis) überzogen, die schon für sich allein genügt, die Teile

des Körpers zusammenzuhalten. Ja in manchen Entwicklungszuständen von geringer Größe besteht der ganze Körper nur aus zelligen Häuten: so ist die Blastula (Abb. 53 S. 88) eine Hohlkugel, deren Wand durch ein einschichtiges Epithel gebildet wird; die Gastrula besteht aus zwei ineinander geschachtelten und miteinander an der Basis verbundenen Epithelkuppeln. Hier wird die Erhaltung der Gestalt einfach durch die Form der den Körper aufbauenden Zellen und die Art ihrer Zusammenfügung gewährleistet.

Werden aber die Tiergestalten weniger einfach, so genügt die bloße Zusammenkittung der Oberflächenzellen und der damit erreichte Spannungszustand nicht mehr, um den Körper genügend zu festigen. Es sind dann die Zwischenräume zwischen den Zellenhäuten mit Massen ausgefüllt, die sich an der Festigung mehr oder weniger beteiligen. Diese Füllmassen sind teils Abscheidungen der benachbarten zelligen Wände, wie die gallertigen Stützlamellen der Coelenteraten (Abb. 54 S. 90). Meist aber sind es die Zellmassen des mittleren Keimblatts, und zwischen diesen tritt eine Arbeitsteilung derart ein, daß die Stützung des Baues von besonderen Zellen übernommen wird; diese bilden die Grundlage für die Gerüst- und Bindegewebe. Mehr oder weniger lockeres Bindegewebe kann die gesamte Stützmasse des Körpers abgeben, wie bei den Plattwürmern und vielen Weichtieren. Besonders oft legt sich der äußeren Zellschicht, der Epidermis, eine besondere Lage von Bindesubstanz zu ihrer Versteifung an, die Kutis oder Lederhaut. Diese bildet dann zusammen mit der Epidermis die äußere Haut, besonders bei den Stachelhäutern, Weichtieren und Wirbeltieren. Wo durch Starrwerden der äußeren Haut die Festigung des Körpers bewirkt wird, kann es entweder die Epidermis sein, die zu Stützgebilden sich umwandelt, oder die Kutis. Innere Körperstützen sind in der Regel Umwandlungen mesodermaler Zellen.

So kommt es zum Aufbau eines Körpergerüstwerks, an dem wir von den gallertigen, wasserreichen Massen der Quallen und dem Horngerüst des Badeschwammes bis zu den riffbildenden Kalkskeletten der Korallen, von den dünnen Kutikularbildungen eines Wurmes bis zum massigen Krebspanzer, von den unzusammenhängenden Kalkkörperchen in der Lederhaut der Seegurken (Holothurien) zu den stachelstarrenden Gehäusen der Seeigel, von der einfachen Rückensaite (Chorda) des Neunauges bis zu dem aus zahlreichen harten Einzelteilen bestehenden Gerippe eines Löwen eine unendliche Menge von wechselnden Ausbildungen finden. Das äußere, mittlere, ja selbst das innere Keimblatt (bei der Rückensaite der Wirbeltiere) beteiligen sich an der Bildung des Stützgerüstes. Die abgeschiedenen Gallertmassen und die Kutikularsubstanzen können durch Mineralbestandteile, wie Kalksalze oder Kieselsäure, eine ungemeine Festigkeit erlangen. Die stützenden Zellen des Bindegewebes differenzieren in ihrem Körper faserige, oft sehr widerstandsfähige Gebilde, oder sie umgeben sich mit derben Zellhäuten und erlangen dadurch größere Festigkeit, oder auch sie werden der Mutterboden einer reichlichen Zwischenmasse und bilden knorpelartige Gewebe, die wiederum durch eingestreute Faserbildungen oder Kalkeinlagerungen noch weiter gefestigt werden und die Grundlage zur Knochenbildung abgeben können.

Eine wichtige Rolle beim Stützen des Körpers und Festhalten seiner Gestalt spielt der Flüssigkeitsdruck im Innern, der Turgor. Wie ein Weinschlauch im gefüllten Zustande eine ganz bestimmte Gestalt hat, so wird auch bei manchen Tieren die Gestalt nur durch den Turgor erhalten. Ein Spulwurm z. B., der im unverletzten Zustande einen elastischen, straffen Körper besitzt, sinkt sofort in sich zusammen und wird schlaff und formlos, sobald man seinen Körper ansticht, wobei die das Innere füllende Flüssig-

keit in scharfem Strahle herausspritzt. Ein Regenwurm oder ein Tintenfisch, die im Leben glatte Formen besitzen, sinken zusammen, wenn mit dem Tode die Muskeln erschlaffen und damit der Flüssigkeitsdruck aufhört. Auch einzelne Körperteile können durch Turgor gefestigt werden: die Ambulakralfüßchen der Stachelhäuter und der Fuß vieler Schnecken und Muscheln erlangen erst ihre Gewebsspannung und damit ihre Verwendbarkeit, wenn das Tier eine Körperflüssigkeit in sie hineinpreßt; ja bei manchen Schnecken, z. B. bei Natica, wird sogar in ein besonderes abgeschlossenes Lückensystem des Fußes Wasser von außen aufgenommen und zur Herstellung der Turgeszenz benutzt.

Besondere Aufmerksamkeit verdienen die Fälle, wo der Stützapparat durch besondere Dichtigkeit seiner Masse, die oft infolge Durchdringung mit mineralischen Stoffen noch besonders erhärtet, zu einem Skelett wird, wo also seine Teile eine gesteigerte Festigkeit erhalten und zugleich ihre Biegsamkeit verlieren. Diese Skelette können entweder äußere Hüllen sein wie Muschelschalen oder Krebspanzer, oder es sind innere Gerüste wie das Skelett eines Schwammes und das knorpelige oder knöcherne Gerippe eines Wirbeltiers; auch können äußere und innere Skelette zusammen vorkommen wie bei der Schildkröte. Ihrer Bedeutung nach sind die äußeren Skelette zugleich Schutz- und Stützbildungen; welche von den beiden Aufgaben die ursprüngliche war, läßt sich nicht entscheiden. Die inneren Skelette dagegen scheinen ursprünglich nur Stützbildungen gewesen zu sein; doch werden sie sekundär vielfach Schutzorgane, die mindestens einzelne besonders wichtige Organe vor Verletzung bewahren, wie bei den Wirbeltieren Wirbelsäule und Schädelkapsel das zentrale Nervensystem umschließen.

Die starre Beschaffenheit der Skelette, die sie in so hohem Maße zu Stütz- und Schutzorganen geeignet macht, ist auf der andern Seite für die freie Beweglichkeit der Tiere ungünstig; man braucht nur die unendlich mannigfaltigen Drehungen und Windungen der Tintenfischarme mit den beschränkten Bewegungen der Beine eines Krebses zu vergleichen. Daher sind auch Tiere mit einheitlich zusammenhängendem Skelett, möge es ein inneres oder äußeres sein, fast ganz unbeweglich, z. B. viele Glasschwämme und manche Seescheiden (Aszidien) mit dickem Zellulosemantel. Zugleich ergeben sich auch gewisse Schwierigkeiten für ein ungehindertes Wachstum. Bei einem starren Skelette ist zwar ein Wachstum durch Auflagerung neuer Schichten und Anfügung weiterer Teile möglich, wie etwa bei Korallenstöcken oder bei einem Schneckenhause, aber nicht eine Vergrößerung, bei der alle Ausmaße in gleicher Weise zunehmen und das Skelett des erwachsenen Tieres etwa die vergrößerte, ähnliche Nachbildung desjenigen des Jungen ist wie bei den Wirbeltieren. Wo nicht ein Wachstum durch Zwischenlagerung (Intussuszeption) neuer Substanz in die alte hinein möglich ist, wie bei dem Zellulosemantel der Tunikaten oder beim Knorpelskelett niederer Wirbeltiere, da müssen besondere Einrichtungen vorhanden sein, um ein gleichmäßiges Wachstum nach allen Seiten zu ermöglichen. Der Konflikt zwischen Schutz- und Stützbedürfnis einerseits, Beweglichkeit und Wachstum andrerseits findet seine Lösung hauptsächlich in der Zerlegung des starren Skelettes in einzelne Teile, die miteinander durch nichtstarre Gewebe verbunden sind. Wenn diese Verbindungsstellen beweglich sind, so wird dem ganzen Skelette ein größerer oder geringerer Grad der Beweglichkeit gewahrt. Andrerseits kann an den Rändern der Skeletteile in vielen Fällen, z. B. bei den Skelettplatten des Seeigelpanzers oder den Schädelknochen der Wirbeltiere, das appositionelle Wachstum durch Anfügung neuer Teile ansetzen, so daß eine allseitig fortschreitende Vergrößerung möglich ist.

Für das Maß der Beweglichkeit, das ein Tier mit Skelett behält, ist es von hoher Bedeutung, in welcher Weise die einzelnen Skelettstücke untereinander verbunden sind. Entweder ist ein mehr oder weniger straffes oder elastisches Gewebe in geringer Menge zwischen die einzelnen Stücke eingeschaltet, das einen ununterbrochenen Übergang von dem einen zum anderen bildet. Die Beweglichkeit ist dann sehr beschränkt oder fehlt ganz, und die Zerlegung des Skeletts in Einzelteile kommt nur dem Wachstum zugute. So ist es bei den Platten des Seeigelpanzers. Man nennt eine solche Verbindung eine Synarthrose. Oder es sind die Skeletteile so miteinander vereinigt, daß sie sich in bestimmten Richtungen gegeneinander drehen und verschieben können: das nennt man gelenkige Verbindung oder Diarthrose.

Die Art der Gelenkverbindungen ist sehr verschieden; insbesondere weicht der Hautpanzer der Gliederfüßler von dem inneren Skelett der Wirbeltiere darin beträchtlich ab. Bei den Gliederfüßlern sind dicke harte Abschnitte des Hautskeletts durch dünnere, weichere Strecken der Haut, sogenannte Gelenkhäute, miteinander vereinigt; die so gebildeten Gelenke sind nichts anderes als Faltenbildungen der Körperbedeckung, des sogenannten Integuments. Die Skelettstücke sind offene Ringe oder Halbringe, wie die Teile einer Ritterrüstung, die nur im Bereich ihrer Ränder in einzelnen Punkten oder Linien in Berührung kommen. Der vordere Ring umgreift den hinteren, der proximale, d. h. der der Mittelebene des Körpers nähere, den distalen, ferneren. An zwei einander gegenüber liegenden Punkten ist die Gelenkhaut straffer angespannt, während sie im übrigen lockerer ist: um diese Punkte geschieht die Drehung. Falten und Auswüchse an den Drehungspunkten können die Berührungsstellen vergrößern und damit Gleitflächen schaffen, wodurch die Festigkeit des Gelenkes vermehrt wird. Anders dagegen bei inneren Skeletten. Die Skelettstücke der Wirbeltiere und ebenso diejenigen in den Armen der Seesterne und Schlangensterne berühren sich mit ihren Endflächen, die einander mehr oder weniger genau angepaßt sind: dem konvexen Ende des einen Stückes, dem Gelenkkopf, entspricht eine Aushöhlung am Ende des andern, die Gelenkpfanne. Gelenkkopf und -pfanne entsprechen sich bei den Wirbeltieren allerdings in ihrer Form nicht so genau, wie die Gelenkflächen an Maschinen; aber sie sind beide knorpelig oder doch mit einem elastischen Überzug von Knorpel versehen und schmiegen sich bei der Bewegung zusammen, und zwar macht ihre Gestaltveränderlichkeit allerhand Modifikationen der Bewegung möglich, während Maschinengelenke immer nur genau die gleiche Bewegung gestatten, „zwangsläufig" sind. Der Zusammenhang wird durch Muskeln und Bindegewebshäute hergestellt, die außen den Skeletteilen aufliegen; aber die Gelenkfläche bleibt allermeist frei.

Der Betrag von Freiheit, den ein Gelenk den dadurch verbundenen Skeletteilen gewährt, findet seinen Ausdruck in der Zahl der Achsen, um die eine Drehung möglich ist. Bei einachsigen Gelenken ist die Verschiebung der verbundenen Stücke nur in einer Ebene möglich, die zu der Achse senkrecht steht, wie bei der Klinge eines Taschenmessers. Ein solches einachsiges Gelenk ist z. B. das Ellbogengelenk eines Menschen; bei den Röhrenskeletten der Gliederfüßler sind sie sehr verbreitet und kommen in deren Gliedmaßen ausschließlich vor. Bei den Wirbeltieren kommen sie dadurch zustande, daß ein zylindrischer Gelenkkopf, der quer zur Längsrichtung des Skelettstückes steht, sich in einer entsprechenden hohlzylindrischen Pfanne dreht. Die einachsigen Gelenke werden Winkel- oder Scharniergelenke genannt. Zweiachsige Gelenke, die den Gliederfüßlern fehlen, kommen bei den Wirbeltieren durch besondere Gestaltung von Gelenkkopf und -pfanne zustande. Entweder ist der Kopf etwas ellipsoidisch, derart, daß sein kleinster Querschnitt

durch einen Kreis von kleinerem, sein größter durch einen Kreis von größerem Durchmesser begrenzt wird: dann kann die entsprechend gestaltete Pfanne in diesen beiden Ebenen auf dem Kopfe gleiten, in jeder anderen dagegen nicht; ein solches Gelenk heißt Ellipsoidgelenk. Oder beide Gelenkflächen sind sattelförmig gestaltet und so gegeneinandergedreht, daß der eine Sattel auf dem andern gleichsam reitet (Sattelgelenk). Vielachsige Gelenke schließlich kommen stets in der gleichen Weise zustande: dadurch, daß der Gelenkkopf Kugelgestalt hat und die Pfanne entsprechend ausgehöhlt ist. Solche Kugelgelenke sind weit verbreitet: die Einlenkung der Seeigelstacheln z. B., oder die Einlenkung des Kopfes vieler Insekten, wie der Fliegen und Libellen, und vor allem zahlreiche Gelenke der Wirbeltiere gehören hierher. Das eine Skelettstück kann sich hier in allen Ebenen bewegen, die durch die Achse des andern gelegt werden können.

Dem Grade der Freiheit, die ein Gelenk gewährt, entspricht auch die Zahl der verschieden wirkenden Muskeln, die die gelenkigen Skeletteile gegeneinander bewegen: so sind für ein Scharniergelenk nur zwei Muskeln, ein Beuger und ein Strecker nötig, um alle Bewegungsmöglichkeiten desselben auszunützen; bei einem Sattelgelenk genügen vier Muskeln zur Ausführung der möglichen Bewegungen. An einem Kugelgelenk können noch zahlreichere Muskeln zusammenwirken.

Die Beweglichkeit eines Skelettstücks hängt aber weiterhin noch ab von der Weite des Ausschlags, den ein Gelenk gestattet, mit andern Worten von der Größe des Winkels, den die Achse des Skelettstücks bei der Bewegung in einer Ebene mit ihren zwei äußersten Stellungen einschließt. Die Ausschlagmöglichkeit hängt bei den Scharniergelenken der Gliederfüßler davon ab, wie weit der harte, unnachgiebige Hautpanzer zwischen den beiden Drehungspunkten eingebuchtet und durch die bewegliche Gelenkhaut ersetzt ist. Bei den Gleitgelenken der Wirbeltiere wird teils durch die bindegewebige Kapsel, die das Gelenk umfaßt, teils durch die Ränder der Gelenkpfanne eine Grenze für den Ausschlag des Skelettstückes gesetzt. Die Kugelgelenke an den Stacheln der Seeigel sind dadurch in der Weite ihres Ausschlages beschränkt, daß von der Mitte des Gelenkkopfes zur Mitte der Pfanne ein bindegewebiges Band geht, das den Stachel an seiner Unterlage befestigt und die Verschiebung der Pfanne auf dem Kopf in bestimmten Grenzen hält. Ganz ähnlich ist es bei dem Kugelgelenk des Insektenkopfes: die Ränder des Kopfes und des ersten Brustringes sind hier so eingebogen, daß jener einen Teil einer Kugeloberfläche, dieser die entsprechende Höhlung bildet; aber in der Mitte dieses Gelenkes läuft, von der weichen Gelenkhaut umgeben, die Verbindung zwischen Kopf und Körper, die neben den Sehnen der bewegenden Muskeln auch den Schlund und die Nervenkonnektive in sich schließt.

Je mehr Bewegungsfreiheit ein Gelenk bietet, je lockerer es ist, um so mehr verlieren damit die verbundenen Skeletteile an Stützkraft und der Körper an dieser Stelle an Festigkeit. Wo eine solche Stützkraft nicht erforderlich ist, wie bei den Seeigelstacheln, kann daher die Beweglichkeit besonders groß sein. Bei der Gelenkverbindung der langen Knochen im Wirbeltierkörper ist jenen Gefahren durch Verdickung der Gelenkenden entgegengewirkt; dadurch ist einmal die Berührungsfläche vergrößert und damit die Festigkeit der Verbindung erhöht, und zweitens sind die Bänder und Muskelsehnen, die das Gelenk feststellen, weiter von der Knochenachse entfernt, greifen an einem größeren Hebelarm an und sind deshalb wirksamer. Übrigens ist im allgemeinen die Beweglichkeit, die ein Gelenk gestattet, ziemlich beschränkt. Einen Ersatz bietet jedoch die Kombination mehrerer Gelenke. So sind die einzelnen Gelenke eines Krebsbeines durchweg

Scharniergelenke, deren jedes eine Bewegung in nur einer Ebene erlaubt; aber dadurch, daß mehrere solcher Gelenke mit sehr verschieden gerichteten Achsen kombiniert sind (Abb. 77), wird die Möglichkeit der Bewegungen, die ein solches Bein ausführen kann, eine recht große. Welche außerordentliche Mannigfaltigkeit der Bewegungen durch Kombination zahlreicher Gelenke erzielt werden kann, das zeigt die Wirbelsäule der Schlange oder der Hals des Schwanes. Die Vermehrung der Gelenke hat natürlich eine Vermehrung der Einzelmuskeln im Gefolge, und deren Zahl ist daher bei den Gliederfüßlern eine sehr bedeutende. Lyonet, der allerdings in der Teilung der Muskeln etwas zu weit geht, gibt die Zahl der Muskeln bei der Raupe des Weidenbohrers (Cossus ligniperda Fab.) auf 4061 an, während am Körper des Menschen nur etwa 500 Muskeln gezählt werden.



Abb. 77.
Linker Scherenfuß des Krebses, bei dem die Richtung der Gelenkachsen durch (perspektivische) Linien angegeben ist. Die Achse des letzten Gliedes, des Scherenfingers, steht senkrecht zur Bildebene. Nach Langer.

2. Besonderheiten des Stützgerüstes bei den Wirbellosen.

Bei der ungeheuren Verschiedenheit, in der uns die Stützgebilde in der Tierreihe entgegentreten, gibt es natürlich zahlreiche Besonderheiten innerhalb der einzelnen Abteilungen.

Die Schwämme (Spongiae) enthalten mit Ausnahme der Gallertschwämme (Myxospongiae) stets stützende Hartteile im Innern ihres Körpers: es sind entweder Gerüste aus faseriger Hornsubstanz oder Bildungen aus kohlensaurem Kalk oder Kieselsäure mit geringen organischen Beimischungen. Die Kalkgebilde treten als einfache oder drei- oder vierstrahlige Nadeln, die Kieselgebilde als Knollen, Anker, Quirle und als vier- oder sechsstrahlige Nadeln auf. Die Einlagerung dieser Kalk- und Kieselbildungen hat die Wirkung, das Gewebe des Schwammes widerstandsfähiger zu machen und zu festigen. Wo jedoch diese Nadeln isoliert im Schwammkörper liegen, geben sie ihm nicht genügende Festigkeit, daß er größere schlanke Formen annehmen könnte. Die schlauchförmigen Kalkschwämmchen können sich nur wenige Zentimeter hoch erheben und bilden im übrigen krustenartige Überzüge auf allerhand Unterlagen; die Tetraktinelliden unter den Kieselschwämmen erreichen zwar bedeutendere Größen, haben aber fladen- oder polsterförmige Formen. Nur da, wo die Nadeln zu einem zusammenhängenden festen Gerüst verlötet werden, kommen schön ausgebildete schlanke Formen von bedeutenderer Höhe vor, nämlich bei den Glasschwämmen (Hexactinellidae Abb. 56 S. 92): hier finden sich die wundersamen Schwammgestalten, die eine Höhe von 30—40, ja 50 cm erreichen, wie Euplectella, Hyalonema, Regadrella u. a., deren zierliches Gittergerüst das Auge entzückt. Der Verlötungsprozeß der Kieselnadeln beginnt z. B. bei Euplectella erst, nachdem eine gewisse Größe erreicht ist, am unteren Ende und schreitet bei weiterem Wachstum allmählich nach oben fort, bis er die endständige Siebplatte, die das Oskulum abschließt, erreicht hat; dann ist ein weiteres Längenwachstum natürlich ausgeschlossen. Bei einem ganz eigenartigen Glasschwamm, Monoraphis chuni F. E. Sch., den die Deutsche Tiefsee-Expedition in den ostafrikanischen Gewässern erbeutete, ist der ganze Schwammkörper mit seinem Skelett unverlöteter Kieselnadeln um eine riesige Nadel gruppiert, die über 1 m, ja vielleicht bis 3 m Länge erreichen kann. — Das Horngerüst

der Hornschwämme (Ceraospongiae) scheint nicht fest genug zu sein, um andere als polsterartige Formen zuzulassen; bei den Kieselhornschwämmen (Halichondriae) jedoch, deren Hornfäden durch eingelagerte Kieselbildungen versteift sind, begegnet man auch hochaufgebauten schlank-röhrenförmigen Gestalten. Unter unseren Süßwasserschwämmen sind bei der Form, die sich mit freiabstehenden fingerförmigen Ästen zu beträchtlicher Höhe erheben kann (Euspongilla lacustris L.) die einzelnen Kieselnadeln zu langen schmalen stabförmigen Zügen vereinigt und bilden so ein zusammenhängendes Stützgerüst.

Bei den Coelenteraten schiebt sich eine mehr oder weniger dicke Stützlamelle von gallertiger Masse zwischen das äußere und innere Keimblatt ein. Sehr dünn ist sie bei den Hydroidpolypen, ihre größte Dicke dagegen erreicht sie in der Scheibe der randlosen Quallen. Ob sie vom äußeren oder vom inneren oder von beiden Keimblättern abgesondert wird, ist noch nicht ermittelt. Häufig wandern Zellen in die Stützgallerte ein und verteilen sich in ihr. Bei den freischwimmenden Formen kommen Stützbildungen von bedeutenderer Festigkeit nicht vor. Dagegen können festsitzende Formen besondere Stützeinrichtungen erhalten, ja es kommt bei ihnen oft zur Bildung zusammenhängender Skelette. Bei vielen Hydroidpolypen bestehen diese in kutikularen Abscheidungen des Ektoderms, die den Stiel umgeben und damit festigen und häufig auch noch eine becherartige Hülle bilden, in die das Polypenköpfchen zurückgezogen werden kann. Für diese meist kleinen Tiere genügt eine verhältnismäßig schwache Stütze, um ein freies Wachsen in schlanker Form und eine baum- oder federförmige Verästelung zu gestatten, wie sie häufig bei den Hydroidstöckchen auftritt, die durch Knospung entstehen. Die im allgemeinen größeren Korallen (Anthozoën) dagegen können eine Festigung durch Kalkablagerungen erfahren. Im einfachsten Falle, wie bei den Seefedern (Alcyoniden) bilden sich in den Ektodermzellen winzige Kalkkörperchen (Sklerodermiten) von zylindrischer oder rundlicher, oft stacheliger Beschaffenheit, die in die Gallerte der Stützsubstanz eindringen und sich in ihr in reichlicher Menge verteilen. Bisweilen können diese Kalkkörperchen durch eine gleichmäßige Kalkmasse zu einer einheitlichen Schicht vereinigt werden, wie bei der Edelkoralle, und bilden dann Basalplatten, Achsenbildungen oder Röhren. Bei den Steinkorallen findet die Abscheidung von Kalksubstanz durch das Ektoderm der Fußscheibe nach außen hin statt; es entsteht eine Fußplatte, von der sich ein ringförmiges Mauerblatt, radiäre Scheidewände und oft auch eine mittlere Kolumella erheben. Schließlich kann von dem Ektoderm der Fußscheibe auch hornige Substanz abgesondert werden, die einen Überzug über die Unterlage und unter Umständen eine hornige Achse für den durch Knospung entstehenden Korallenstock bildet. Nicht alle Korallen bilden Hartteile; den Seerosen (Aktinien) fehlen sie durchweg. Wo sie aber vorkommen, können Stockbildungen sich zu sonderbaren verästelten, baumförmigen Gestalten erheben, wie sie z. B. von der Edelkoralle bekannt sind. Doch sind durchaus nicht alle skelettbildenden Formen zugleich auch stockbildend; die Pilzkoralle Fungia z. B. kommt sehr häufig in Einzelindividuen vor. Auch erheben sich nicht alle Stöcke hoch von der Unterlage und sind baumförmig: viele Steinkorallen, wie Maeandrina und Astraea bilden massige, polsterförmige Stöcke. Dagegen ist Skelettbildung eine Vorbedingung für das Entstehen solcher aufstrebenden Stöcke; stockbildende Aktinien, wie die Arten Zoanthus und Palythoa, können sich nur in der Fläche auf fester Unterlage ausbreiten. Alle skeletthaltigen Teile sind bei den Coelenteraten unbeweglich; Gelenkbildungen zwischen einzelnen Skeletteilen sind hier nirgends vorhanden.

Den Plattwürmern fehlt jede Art von Skelettbildungen. Der Körper wird durch die Ring- und Quermuskulatur gefestigt und zusammengehalten und erhält seine bestimmte Formbegrenzung durch die Epidermis. Diese ist bei den Strudelwürmern nackt, wird aber durch eine widerstandsfähige Basalmembran gefestigt; bei den Saug- und Bandwürmern hat sich an ihrer Oberfläche eine Art Kutikula gebildet. Bei manchen Rädertierchen verdickt sich die Körperkutikula zu einem Panzer, der die Hauptmasse des Körpers als Schutzorgan umschließt; die Bewegung hindert er nur wenig, da er am Vorder- und Hinterende Lücken hat, aus denen vorn das strudelnde Räderorgan, hinten der sogenannte Fuß hervorgestreckt werden kann. Der Körper der Fadenwürmer ist stets von einer dicken Kutikula überzogen, die durch den Turgor der inneren Flüssigkeit gespannt erhalten wird und so die Leibesform bestimmt.

Ähnlich wie bei den Plattwürmern wird bei den Weichtieren die äußere Körperform durch die Epidermis in Verbindung mit dem Körperparenchym, insbesondere dem ihr anliegenden reichlichen Bindegewebe, der Cutis, bestimmt. Die in den verschiedensten Richtungen verlaufende starke Muskulatur gibt dem Körper Halt und Festigkeit. Diese Muskulatur befindet sich im lebenden Tiere in einem gewissen Zustande der Zusammenziehung und übt damit auf die Blutflüssigkeit in den Hohlräumen des Körpers einen Druck aus. Der Druck der Blutflüssigkeit, zuweilen noch vermehrt durch den Druck von außen aufgenommenen Wassers (Natica), verleiht dem Weichkörper die Spannung, die den lebenden Tintenfisch oder die lebende Schnecke von den toten unterscheidet. Die Schale muß durchaus als äußeres Skelett, und nicht etwa als körperfremde Bildung wie der Köcher einer Phryganeenlarve, betrachtet werden, mag sie nun eine sich erweiternde, meist spiralig aufgewundene Röhre sein wie bei den Schnecken, oder aus zwei miteinander gelenkenden Klappen bestehen wie bei den Muscheln. Ihr kalkiger Teil entsteht durch Absonderung von seiten des Epithels an einer Hautfalte, dem Mantelrande, und wird nach außen meist von der Schalenhaut überdeckt, einer kutikularen Bildung, die sich, zum Unterschied von den meisten anderen Kutikulargebilden, von ihrem Mutterboden am Mantelrand lostrennt. Ursprünglich kommt allen Mollusken eine Schale zu. Vielfach aber ist sie zurückgebildet. Sie findet sich nur noch in den Jugendzuständen und fehlt den erwachsenen Tieren ganz, wie bei vielen Meeresnacktschnecken (Opisthobranchiern) u. a.; oder sie ist verhältnismäßig klein und wird von Hautfalten überdeckt, die über ihr zusammenwachsen und sie zu einer scheinbar inneren Skelettbildung machen, wie bei den zweikiemigen Tintenfischen (Abb. 63 D, S. 98) und den lungenatmenden Nacktschnecken (z. B. Limax). Die Hauptbedeutung der Schale liegt in dem Schutz, den sie den Weichteilen des Tieres bietet; aber auch bei diesem ausgesprochenen Schutzskelett ist eine stützende Nebenfunktion vorhanden, die eine besondere Festigung der stets vom Gehäuse bedeckten Organe unnötig macht, also des Eingeweidesackes bei den Schnecken, des ganzen Körpers mit Ausnahme von Fuß und Siphonen bei den Muscheln. An diesen Stellen ist dann die Haut dünn, und Muskeln fehlen, bei der Unbeweglichkeit der Schale, ganz oder sind sehr spärlich. Daher fallen jene Teile, wenn sie aus der Schale herausgenommen und so der Stütze beraubt sind, in sich zusammen.

Bei den so hoch entwickelten Tintenfischen ist ein Teil des Bindegewebes zu inneren, voneinander getrennten Skelettstücken von knorpeliger Konsistenz erhärtet; sie dienen z. T. als Schutzeinrichtungen für wichtige Organe, immer aber als Ansatzpunkte für Muskeln und verleihen dem Körper eine erhöhte Festigkeit. Der bedeutendste unter diesen „Knorpeln“ ist der Kopfknorpel, der kapselartig Gehirn und Augen umschließt; er

kommt allen Arten zu und ist bei den Formen mit äußerer Schale (Nautilus) der einzige Knorpel. Außerdem sind oft noch Armknorpel an der Basis der Arme, Knorpel am Mantelschließapparat, Rücken- und Flossenknorpel vorhanden.

Den Ringelwürmern und ihren Verwandten fehlt ein stützendes Skelett. Ihre Epidermis wird durch eine Kutikularabscheidung widerstandsfähig und erhält durch den darunterliegenden Hautmuskelschlauch eine Stütze. Nur in den sogenannten Kiemen der Serpuliden (Taf. 9) ist ein inneres Stützgewebe vorhanden, bestehend aus eng verklebten elastisch-prallen Zellen mit verdickter Wand. Der Körper wird in seiner straffen Form erhalten durch den Druck, den die Spannung der Muskeln auf die Leibeshöhlenflüssigkeit ausübt. — Bei den Gliederfüßlern aber ist der Kutikularüberzug ihrer ringelwurmartigen Vorfahren zu einem mehr oder weniger dicken, ringsum schließenden Panzer verstärkt. Die Substanz dieses Panzers wird als Chitin bezeichnet; sie ist im allgemeinen nicht eine flüssige Absonderung der Zellen, die erst bei der Berührung mit Wasser oder Luft erhärtet, sondern entsteht durch Umwandlung der äußersten Protoplasmapartien der Bildungszellen. Bei langsameren Formen unter den Krebsen (z. B. Asseln und nichtschwimmenden Dekapoden) und Tausendfüßern (z. B. Juliden) erhält der Chitinpanzer durch Einlagerung von kohlensaurem Kalk noch eine erhöhte Festigkeit.

Die Verstärkung der Ringelwurmkutikula zum Panzer der Gliederfüßer brachte einen doppelten Vorteil: sie bot einerseits größeren Schutz gegen feindliche Angriffe, andererseits gab sie einen festen Ansatzpunkt für die Muskulatur und vermehrte dadurch die Kraft der Bewegungen. Wenn für den Ansatz besonders stark entwickelter Muskeln die glatte Innenfläche des Panzers nicht ausreicht, erhebt sich auf dieser ein inneres Chitinskelett in Gestalt von Leisten oder Balken und selbst komplizierten Gerüsten als Ansatzstelle für die Muskulatur. So ist es auf der Bauchseite des Brustpanzers beim Flußkrebs oder bei der Maulwurfsgrille für die Beinmuskeln, oder an der Rückenseite bei Käfern, Gradflüglern und Hymenopteren für die Flügelmuskeln.

Da die Muskulatur im Innern des Panzers Platz finden muß, so hat sie auf dessen Form insofern eine Rückwirkung, als große Anhäufung von Muskeln eine Erweiterung der Innenräume notwendig macht; daher die Verdickung der Scherenglieder bei den Krebsen, der Schenkel bei den Springbeinen vieler Insekten, des letzten Hinterleibsringes bei den Zangen des Ohrwurms und der Skorpionsfliege. Wo bei einem Körperteil geringer Schutz und verminderte Beweglichkeit hinreichen, da bleibt die Kutikula dünn und der Körper weicher, formloser: so ist es mit der Rückenhaut des Hinterleibs bei den Käfern, die durch die Flügeldecken geschützt ist, oder mit dem Hinterleib der Einsiedlerkrebse und der Köcherfliegenlarven, der vom Gehäuse, in dem er steckt, zugleich geschützt und an stärkerer Bewegung verhindert wird. Bei diesem Gewinn an Sicherheit und Festigkeit mußte die Beweglichkeit des Ringelwurmkörpers vermindert werden; damit stieg aber die Wichtigkeit der Bewegungsanhänge, die bei den polychaeten Ringelwürmern nur eine verhältnismäßig geringe Rolle neben den Schlängelungen des Körpers spielen: es entstanden die gegliederten Gliedmaßen.

Andererseits ging mit der Entstehung des Panzers die Dehnbarkeit der Oberhaut, wie sie die Ringelwürmer besitzen, verloren, und damit wurde die Ausdehnungsfähigkeit des Leibes beschränkt: der in dem starren Panzer eingeengte Körper war im Wachstum behindert. Es konnte also die Erwerbung eines zusammenhängenden Hautpanzers nur Hand in Hand gehen mit einer Einrichtung, die diesem Übelstande abhalf; das ist die von Zeit zu Zeit wiederkehrende Häutung, der die Gliederfüßler, solange sie wachsen,

unterworfen sind. Bei den höheren Krebsen dauert das Wachstum auch nach der Erlangung der Geschlechtsreife fort; sie häuten sich daher zeitlebens in bestimmten Zwischenräumen. Bei unserem Flußkrebs (Potamobius astacus L.) geschieht dies im ersten Jahre etwa achtmal, im zweiten fünfmal, im dritten zweimal und weiterhin bei den Männchen zweimal, bei den Weibchen einmal jährlich. Die Tausendfüßer und Insekten dagegen sind mit der Geschlechtsreife ausgewachsen; sie häuten sich nur als Larven, nicht mehr als fertige Tiere, auch wenn sie, wie das für Ameisen erwiesen ist, ein Alter von 15 Jahren erreichen. Nur Formen mit sehr zarter dehnbarer Kutikula, wie die Larven der Bienen oder der Schlupfwespen, scheinen während ihres Larvenlebens keine Häutung durchzumachen, sondern nur beim Übergang von der Puppe zum fertigen Insekt.

Die Häutung ist nicht etwa ein Abwerfen der Haut, sondern nur ein Abwerfen der Kutikula. Sie ist in den Grundzügen bei allen Gliedertieren gleich und geht so vor



Abb. 78 Flußkrebs in Häutung: an der Rückenseite des alten Panzers ist zwischen Kopfbrustschild und erstem Hinterleibsring ein Riß entstanden, durch den man den (dunkler gefärbten) neuen Panzer erblickt.

sich, daß der alte Panzer sich von seinem Mutterboden, den Epidermiszellen, loslöst; die Zellen bilden dann zunächst dünne fadenförmige chitinige Fortsätze, die Häutungshaare, und beginnen mit der Abscheidung des neuen Panzers. Wenn dieser eine gewisse Stufe der Entwicklung erreicht hat, sprengt das Tier die alte Hülle und kriecht heraus. Dabei wird nicht bloß die äußere Chitinhaut, sondern auch die Chitinauskleidung des Schlundes und Kaumagens und des Enddarmes bei den Krebsen, sowie bei Tausendfüßern und Insekten auch die chitinige Wand der Atemröhren abgestoßen. Beim Flußkrebs wird dem alten Panzer vor der Häutung Kalk entzogen, der im Blute gelöst bleibt; außerdem liegen im Kaumagen jederseits zwischen der Chitinauskleidung und dem Epithel Kalkanhäufungen, die sogenannten Krebsaugen oder Krebssteine, die bei der Häutung ins Lumen des Magens gelangen und dort aufgelöst werden; und aus diesen beiden Quellen stammt das Material zur Durchtränkung des neuen Panzers mit Kalk. Bei Krabben, wo Krebssteine fehlen, dienen vielleicht die Mitteldarmsäcke als Kalkreservoir. Die Häutung wird vo bereitet durch allerhand Bewegungen, die eine Lockerung des Körpers vom alten

Panzer bezwecken. Dann beginnt das Zurückziehen der Beine; dadurch, daß diese ein Stück weit eingezogen werden, schwillt die Kopfbrust an; die dünne Verbindungshaut, die auf der Rückenseite das Hinterende des Kopfbrustschildes mit dem ersten Hinterleibsringe verbindet, reißt ein (Abb. 78) und durch diesen Riß schlüpft der Krebs heraus. Der neue, noch weiche Panzer des „Butterkrebses" vermag dem sich dehnenden Körper nachzugeben; es findet ein schnelles Wachstum statt, und nach wenigen Tagen erhärtet der Panzer durch erneute Kalkeinlagerung. So geschieht das Wachstum gleichsam ruckweise, in der Zwischenzeit zwischen zwei Häutungen jedoch bleibt die Größe des Tieres unverändert.

Die Hautpanzerung der Gliederfüßler setzt zugleich ihrem Größenwachstum bestimmte Grenzen. Röhren von weitem Durchmesser, wie sie der oberflächliche Panzer eines großen Gliederfüßlers erfordert, müssen, um die genügende Festigkeit zu erreichen, so dick werden, daß die zum Tragen ihres Gewichtes notwendige Muskelmasse unverhältnismäßig groß sein müßte. Da wo das Wasser den Panzer tragen hilft, bei den Krebsen, können die Aus-



Abb. 79. Riesenkrabbe (Kämpfferia kämpfferi D. H.) aus dem Stillen Ozean. Aus Doflein, Ostasienfahrt

maße noch recht bedeutend sein. So erreicht die Riesenkrabbe (Kämptferia kämptferi D. H., Abb. 79), eine Größe bis zu 2 m; aber es ist nicht der Rumpf mit seinen weiten Panzerröhren, der diese Größe bewirkt, sondern die langen engröhrigen Gliedmaßen. Bei den Landbewohnern jedoch fällt die ganze Masse des Panzers den Muskeln zur Last. So ist denn in unserer heimischen Tierwelt das größte Insekt, der Hirschkäfer, immer noch kleiner als der kleinste Vogel, der Zaunkönig, und selbst ein Riese der Insektenwelt, der Herkuleskäfer (Dynastes hercules L.) ist durchaus ein kleines Tier.

Ein Neuerwerb von größter Bedeutung, der den Gliederfüßern mit der Festigung ihrer Körperoberfläche zufiel, war der Schutz, den ihr Körper damit gegen die Verdunstung der ihn durchtränkenden Flüssigkeit erhielt. Damit war die Grundlage gegeben für die Fähigkeit der Gliederfüßer, sich dem Leben in der trockenen Luft anzupassen; es wurden ihnen damit weite neue Lebensgebiete erschlossen, in denen sie durch lange Erdperioden fast ohne Konkurrenten und ohne Feinde aus anderen Tierkreisen blieben. Der Übergang zum Trockenluftleben wurde denn auch von zwei verschiedenen Gruppen der

Gliederfüßer unabhängig voneinander vollzogen durch Erwerbung neuer Atmungsorgane: von der einen Gruppe stammen die Spinnentiere, von der anderen Tausendfüßer und Insekten.

Sehr verbreitet sind Skelettbildungen in dem Kreis der Stachelhäuter. Bei den Haarsternen, Seesternen, Schlangensternen und Seeigeln kommen sie überall vor, und selbst bei manchen Seewalzen (Psolus u. a.) finden sie sich. Auf den ersten Anblick möchte man wohl das Gehäuse eines Seeigels oder den Panzer eines Seesterns als äußeres Skelett ansehen. In Wahrheit aber entsteht das Skelett durch Kalkablagerungen in der Lederhaut und ist nach außen noch von einer dünnen Lage unverkalkter Lederhaut und von dem Epithel der Oberhaut überkleidet, außer wo diese Lagen an vorspringenden Stellen, wie den Spitzen der Stacheln, abgescheuert sind. Daher findet man auch nach außen vom Hauptskelett, ihm aufgelagert, besonders bei Seesternen und Seeigeln, zahlreiche bewegliche Organe, wie Stacheln, Haken und gestielte Zangen, die sogenannten Pedicellarien, an deren Oberfläche Muskeln ansetzen, und die genaue Beobachtung zeigt, daß bei den Seesternen die Körperoberfläche flimmert durch die Wimperzellen des Epithels. Daher konnte auch der Besitz dieses Skelettes den Stachelhäutern ein Trockenluftleben nicht ermöglichen. Die Skeletteile sind nicht solid, sondern setzen sich aus kleinen, zu einem regelmäßigen Gerüstwerk verbundenen Kalkstäbchen zusammen; die Zwischenräume zwischen ihnen sind von Bindegewebe ausgefüllt.





Abb. 80. A Panzer von Clypeaster rangianus Desmoul., längs durchschnitten. B Encope emarginata Leske.

Bei den Haarsternen, Seesternen und Schlangensternen sind die Teile des Hautskelettes nur in der Mittelscheibe fester verbunden, dagegen in den Armen durch Gelenke gegeneinander beweglich. Das Skelett der Seeigel dagegen bildet ein festes Gehäuse; die meist zwanzig meridional verlaufenden Reihen von Kalktafeln, die es zusammensetzen, sind durch Nähte unbeweglich verbunden, und nur an den beiden axialen Polen sind die Skelettstücke lockerer gefügt. Die Seeigelpanzer erhalten ihre Widerstandsfähigkeit dadurch, daß ihre Platten ein Gewölbe bilden. Wo jedoch bei den Seeigeln der Panzer niedergedrückt und flach ist, wie bei den Clypeastriden (Abb. 80), da sind, um die nötige Festigkeit zu erreichen, Strebepfeiler nötig, die den Binnenraum durchsetzen und die

Rücken- und Bauchseite der Körperwand mit einander verbinden (A); in ähnlicher Weise wird die stützende Wirkung erreicht durch Einbuchtungen des Randes und Durchlöcherungen, die bei diesen Formen oft vorkommen (B): hier wirken die Ränder der Buchten und Löcher als Stützpfeiler. Nur bei einer Seeigelfamilie, den Echinothuriden (einzige lebende Gattung Asthenosoma) sind die Platten des Panzers beweglich miteinander verbunden und schieben sich dachziegelförmig mit den Rändern übereinander; daher fallen auch diese Tiere, wenn man sie aus dem Wasser hebt, zu platten rundlichen Scheiben zusammen. Die Panzerung der Stachelhäuter bildet natürlich einen wirksamen Schutz gegen feindliche Angriffe, besonders in Verbindung mit den zahlreichen Stacheln, die bei vielen Formen der Seesterne und Seeigel von ihr ausstrahlen; aber sie bildet zugleich auch ein Stützorgan, wodurch der Körper in sich getragen wird.

Den Seewalzen fehlt meist ein zusammenhängendes Skelett; aber in ihrer Lederhaut liegen, zwischen den Bindegewebsfasern zerstreut, zahlreiche Kalkkörperchen von mannigfaltiger Gestalt, wie Anker, Rädchen, Kreuze, Stühlchen oder Gitterplatten. Wahrscheinlich sind dies Reste des zusammenhängenden Skeletts ganz gepanzerter Vorfahren; aber es mag dieses reduzierte Verhalten zugleich ein Abbild der Anfänge sein, aus denen die Panzerung der ältesten Stachelhäuter einst hervorgegangen ist. Wenn die Lederhaut dick ist, wie bei den Holothuria- und besonders Stichopus-Arten, wo sie 5—10 mm mißt, vermag sie, durch die eingelagerten Kalkkörper zu knorpliger oder lederartiger Konsistenz versteift, die Körpergestalt von sich aus zu bestimmen. Wo aber die Haut so dünn ist, daß die inneren Organe durchscheinen, wie bei Synapta-Arten, da wird durch die Spannung der Hautmuskeln ein Druck in der Leibeshöhlenflüssigkeit erzeugt, der dem Körper Straffheit und Formbeständigkeit verleiht.

Als ein äußeres Skelett kann man auch den Mantel der Manteltiere betrachten. Er wird als Absonderung der Epidermiszellen nach außen gebildet, und besteht aus Zellulose, dem im Pflanzenreich allgemein verbreiteten Zellstoff, der aber im Tierreich nur hier vorkommt. Bei dem großen Wasserreichtum, den der Zellulosenmantel bei den freischwimmenden Manteltieren, den Salpen und Feuerwalzen, besitzt, ist er ziemlich weich, bietet aber trotzdem durch seine meist bedeutende Dicke eine hinreichende Stütze für das Tier. Die festsitzenden Ascidien dagegen haben im allgemeinen einen Mantel von größerer Festigkeit, die sich fast bis zu knorpliger Konsistenz steigern kann. Obgleich der Mantel das Tier als einheitliche Hülle umschließt und nur die Zu- und Ausfuhröffnungen frei läßt (Abb. 74 S. 108), bietet er doch dem Wachstum kein Hindernis, da er durch Einlagerung neuer Substanz mitwächst. Dieses Wachstum durch Intussuszeption mag vielleicht befördert werden durch die Anwesenheit und Tätigkeit zahlreicher Bindegewebszellen, die aus dem Mesoderm des Tieres durch die Epithellage hindurch in den Mantel einwandern. Bei den Ascidien ist die Festigkeit des Mantels so bedeutend, daß er jegliche Bewegung hindert; nur an der Mund- und Kloakenöffnung verdünnt er sich so, daß ein Schluß derselben möglich wird: daher sind auch nur hier Muskeln vorhanden. Der weiche Mantel der Salpen und Feuerwalzen dagegen gibt den Muskelkontraktionen nach.

3. Besonderheiten des Wirbeltierskeletts.

Bei den Wirbellosen liegen in den meisten Fällen die besonderen Stützvorrichtungen, die als Skelett anzusehen sind, in der Peripherie des Körpers, selbst dort, wo sie nicht an der Oberfläche des Körpers gebildet werden, sondern ein inneres Skelett vorstellen,

wie bei den Stachelhäutern. Dagegen treten bei den Wirbeltieren ganz allgemein Skelettbildungen auf, die nach allen Seiten in gleicher Weise von Weichteilen umgeben sind und so die Achse des Körpers und die Achsen seiner Anhangsorgane bilden. Dadurch wird die Stützfunktion des Skelettes mit verhältnismäßig viel geringerem Stoffaufwand in gründlicher Weise erreicht; dagegen tritt die Schutzfunktion, im Vergleich mit den Skeletten der Wirbellosen, weit mehr in den Hintergrund; das geht auch daraus hervor, daß neben diesem Stützskelett in vielen Fällen noch ein anderes vorkommt, das vorwiegend dem Schutze des Körpers dient, ein oberflächlich gelegenes Hautskelett.

Die Grundlage für das innere Skelett der Wirbeltiere wird durch ein elastisches Stützorgan gebildet, das die Längsachse des ganzen Tieres einnimmt und zwischen dem zentralen Nervensystem und dem Darm vom Kopf bis zur äußersten Schwanzspitze verläuft: es ist die Chorda dorsalis oder Rückensaite. Die Chorda stellt ein stabartiges Gebilde aus straffwandigen, protoplasmaarmen und saftreichen Zellen dar, die fest aneinander gefügt sind. An der Oberfläche ist sie von einer widerstandsfähigen Chordascheide überzogen, die von der äußersten Zellenlage abgesondert ist. Ihre Festigkeit und Elastizität wird durch die pralle Füllung der Chordascheide mit Zellen bewirkt. Wo durch fortgesetzte Tätigkeit der peripheren Chordazellen unter der Chordascheide noch weitere Schichten einer leimgebenden Substanz als sekundäre Chordascheide abgeschieden werden, da wird die Festigkeit der Chorda noch beträchtlich gesteigert.

Die Chorda kommt allen Wirbeltieren zu. Aber nur bei den allerniedrigsten Formen, bei den Rundmäulern unter den Fischen, bildet sie wie bei dem Wirbeltiervorläufer Amphioxus das Hauptstützorgan und steht als solches in voller Funktion (Abb. 73). Bei allen höheren Formen wird sie durch angelagerte Skelettbildungen in dieser Verrichtung unterstützt und mehr und mehr ersetzt und verdrängt. Aber auch da, wo im ausgebildeten Zustand nur noch geringe Spuren von der Chorda vorhanden sind, wird sie im Laufe der Embryonalentwicklung vollständig ausgebildet und verfällt erst später der Rückbildung. Sie entsteht aus einem Zellenstreifen, der das Mittelfeld des Urdarmdaches bildet und somit in der Gastrulalarve genau unter dem Zellmaterial liegt, aus dem das Rückenmark hervorgeht. Der Ursprung eines Stützorgans aus dem inneren Keimblatt ist bei den Tieren mit drei Keimblättern ohne Parallele. Phylogenetisch kann diese Tatsache nur so gedeutet werden, daß ein Darmanhang oder Abkömmling des Darmes, der ursprünglich eine der Darmtätigkeit verwandte Verrichtung hatte, durch Funktionswechsel zu einem Stützorgan wurde, unter Verlust seiner ursprünglichen Funktion. In ähnlicher Weise wird der entodermale Teil in den Armen mancher Hydroidpolypen unter Verlust seiner Lichtung zu einem Stützstrang, der in seiner Zusammensetzung aus flüssigkeitsreichen, dickwandigen, eng zusammenschließenden Zellen sehr an den Bau der Chorda erinnert.

Beim Amphioxus (Branchiostoma) schließen sich alle Stützorgane des Körpers, mit Ausnahme der Stützbälkchen der Kiemen, an die Chorda an, so daß sie den Mittelpunkt des ganzen Stützapparates bildet. Dieser besteht, abgesehen von der Chorda, aus faserigen Membranen, deren Bildung von Mesodermzellen ausgeht. Eine solche Hülle umgibt die Chorda; von ihr gehen nach dem Rücken zu faserige Bögen aus, die das Rückenmark umhüllen, und ebenfalls faserige Stützen in der Umgebung der Leibeshöhle. Das Achsenskelett besitzt keine Segmentierung; wohl aber wird durch die Segmentierung der Muskulatur eine segmentale Anordnung der zwischen die Muskelabschnitte eingeschalteten bindegewebigen Scheidewände bedingt; diese heften sich ebenfalls an das axiale

Skelett an und treten außen mit der gleichfalls bindegewebigen Cutis in Verbindung. Bindegewebszellen sind besonders in der Cutis reichlich vorhanden und festigen diese namentlich am Vorderende, das beim Einbohren des Tieres in den Sand stärker beansprucht wird, und dem beim Rudern besonders angestrengten Hinterende.

Bei der geringen Größe des Amphioxus ist dies membranöse Skelett ausreichend zur Stütze des Körpers. Alle eigentlichen Wirbeltiere dagegen haben Skelette von festerer Substanz, von Knorpel oder Knochen. Der Knorpel entsteht aus einem embryonalen Zellengewebe dadurch, daß eine Zwischensubstanz von ziemlicher Festigkeit und Elastizität durch diese Zellen abgesondert wird. Diese Zwischensubstanz verleiht ihm seine Eigenschaften als Stützgewebe. Die Zellen ermöglichen das weitere Wachstum des Gewebes. Sie ernähren und teilen sich und sondern weitere Zwischensubstanz ab. So wächst der Knorpel interstitiell, durch Einlagerung von Substanz; wenn er z. B. eine röhrenförmige Hülle um ein Organ bildet, so kann sich diese mit dem Wachstum des Organs erweitern, z. B. die Schädelkapsel. Die Festigkeit des Knorpels kann noch durch Einlagerung von Kalksalzen erhöht werden. Sie ist bei Wassertieren, deren Last zum großen Teil durch das Wasser getragen wird, hinreichend zum Stützen des Körpers. Luftbewohner dagegen reichen nicht mit dem bloßen Knorpel aus; bei ihnen bildet Knochen den Hauptbestandteil des Skeletts, wie auch bei manchen Wassertieren.

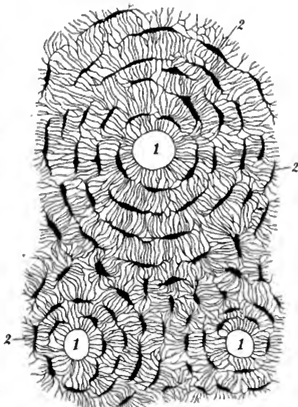


Abb. 81. Querschliff durch kompakten Knochen eines Säugers.
1 Haverssche Kanäle, in denen beim lebenden Knochen Blutgefäße verlaufen; 2 sogenannte Knochenhöhlen, durch feine Röhrchen verbunden; sie enthalten beim lebenden Knochen die Knochenzellen und ihre Ausläufer. Nach Gegenbaur.

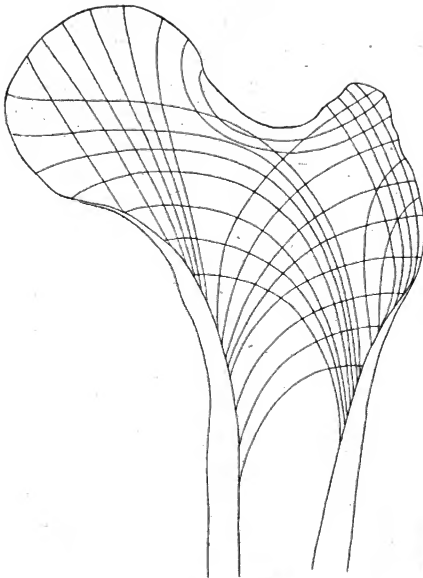
Der Knochen ist dem Knorpel an Festigkeit und Elastizität überlegen. Seine Druckfestigkeit ist der des Schmiedeeisens ähnlich und übertrifft die des Knorpels um das sechs- bis siebenfache; seine Elastizität ist die dreifache von der des Messings. Das beruht auf der Beschaffenheit und Struktur der Grundsubstanz, in der die Knochenzellen eingelagert sind. Diese besteht aus einer innigen Vereinigung organischer und anorganischer Masse. Schon die organische Masse für sich, nach Entfernung der mineralischen Bestandteile, ist fester als der Knorpel. Die Eigenschaften des Knochens als Stützsubstanz werden aber wesentlich durch seinen Gehalt an Salzen bedingt. Diese bestehen zu neun Zehntel aus phosphorsaurem Kalk, und außerdem besonders aus kohlensaurem Kalk und etwas phosphorsaurer Magnesia. Auch der Aufbau der Grundsubstanz aus konzentrischen Lamellen hat einen nicht geringen Anteil an der Festigkeit des Knochens. So bildet dieser ein Material von ungemeiner Tragkraft. In Knochenskeletten wird daher mit viel weniger Material eine höhere Festigkeit erreicht als bei Verwendung von Knorpel. „Erst das Material des Knochens ermöglicht das Landleben größerer Tiere“ (Rauber).

Der Knochen entsteht durch die Tätigkeit bindegewebiger Zellen, der sogenannten Knochenbildner oder Osteoblasten. Diese scheiden nach einer Seite hin Schichten von Grund-

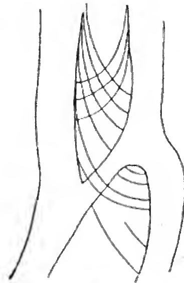
substanz aus; indem sich ihnen aber weitere Osteoblasten anlagern, die ebenfalls an der Abscheidung teilnehmen, werden die ersteren gleichsam eingemauert; sie liegen dann in der Grundsubstanz als Knochenzellen oder Knochenkörperchen. Diese bleiben mit den benachbarten Osteoblasten durch feine protoplasmatische Ausläufer in Verbindung (Abb. 81, *2*). Dadurch wird die Ernährung auch der ganz von Knochensubstanz umschlossenen Zellen vermittelt; denn die Nährstoffe können nicht so leicht durch die feste Grundsubstanz des Knochens hindurchdiffundieren, wie das bei der weicheren Knorpelsubstanz möglich ist, sondern werden von den oberflächlichen Zellen den zentraleren zugeleitet. Die Tätigkeit der Knochenzellen dauert auch nach beendeter Knochenbildung noch an, wenn auch in sehr beschränktem Umfang. Ältere Knochen sind nämlich gewöhnlich reicher an fester Substanz und ärmer an Wasser: die Knochen eines Kaninchens von 2—4 Jahren enthalten 200—240, die eines solchen von $6\frac{1}{2}$—$7\frac{1}{2}$ Jahren nur noch 140—170 ‰ Wasser. Daraus muß man folgern, daß die Einlagerung von Stoffen in die Grundsubstanz noch fortgeht, und diese wird höchstwahrscheinlich durch die Tätigkeit der Knochenzellen vermittelt.

Der Knochen kann sich entweder im Bindegewebe bilden, oder er entsteht, wie man sagt, durch „Verknöcherung des Knorpels". Dieser Ausdruck ist irreführend: die „Verknöcherung" besteht nämlich in einer Auflösung des Knorpels und einer Neubildung von Knochen an den Wänden der so entstandenen Lücken. Bei der Bildung der knöchernen Skeletteile gehen häufig beide Wege nebeneinander her. Die Skelettknochen sind meist knorpelig vorgebildet; es wird dann, wenigstens bei den langen Knochen, an der Oberfläche des Knorpels eine Knochenscheide ausgebildet, die aus einzelnen Lagen geschichtet und somit völlig kompakt ist. Die den Knorpel ersetzende Knochenmasse dagegen besteht aus einzelnen Blättern und Bälkchen, zwischen denen zusammenhängende Zwischenräume liegen; sie sind entstanden durch Auskleidung der Lücken des aufgelösten Knorpels mit Knochensubstanz. Das ist sogenannter spongiöser Knochen. Wenn die Zwischenräume durch fortgesetzte Knochenablagerung ausgefüllt werden, kann auch solche spongiöse Knochenmasse kompakt werden; sie besteht dann aus einem System von konzentrisch gelagerten Lamellen, in deren Mitte jedesmal, als Rest der ursprünglichen Knorpellücke, ein Blutgefäß verläuft; der Raum, den das Gefäß einnimmt, wird als Haversscher Kanal, das Lamellensystem als Haverssches System bezeichnet (Abb. 81, *1*). Auch wo ein Skeletteil, wie viele „kurze Knochen", nur durch Knorpelverknöcherung entsteht, werden seine oberflächlichen Teile kompakt, während im Innern sich spongiöser Knochen erhält.

Durch diese Anordnung der Knochensubstanz wird mit möglichst geringem Aufwand von Material und daher bei geringerem Gewicht eine möglichst große Leistungsfähigkeit erreicht. Die moderne Ingenieurkunst baut Krane, Brücken, Eiffeltürme, Bahnhofshallen u. dgl. nicht mit soliden Säulen und Balken, sondern sie benutzt Hohlpfeiler und ein Gerüstwerk von Einzelbälkchen. Erfahrung und mathematische Berechnung haben gelehrt, daß die einzelnen Teile einer Säule oder eines horizontalen Balkens in sehr ungleichem Maße beansprucht werden: daß die Partien, die innerhalb der sogenannten Druck- und Zuglinien liegen, ausschließlich belastet sind, während andre völlig unbeansprucht bleiben. Die Hohlpfeiler besitzen fast dieselbe Festigkeit wie solide Säulen von gleicher Dicke. „Dieselbe Masse, die als massiver Stab von 80 Durchmesser als Tragbalken ein Gewicht = 10 zu tragen vermag, genügt für das Tragen eines Gewichtes = 17, wenn sie in eine Röhre von 100 Durchmesser mit einem Lichten von 60 Durchmesser verwandelt ist, und als ein System von zehn ineinandergeschachtelte Röhren von 200 Durchmesser kann sie ein Gewicht = 31 tragen. Als Stützsäule würde derselbe Stab, wenn seine Tragfähigkeit als



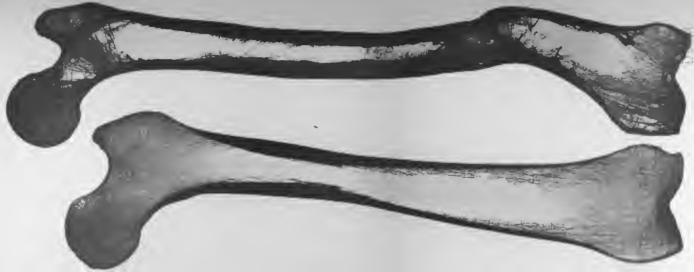
Skizze 1.



Skizze 2.

Zu Tafel II: Knochenstruktur. Dünne Schnitte durch den menschlichen Oberschenkelknochen, links durch einen normalen, rechts durch einen Schenkelknochen mit schief verheiltem Bruch. Nach Originalpräparaten und Röntgenaufnahmen von Prof. Dr. Doflein und Prof. Dr. Walkhoff, München.

Die Richtung der Hauptzüge der Knochenbälkchen, die in den Druck- und Zuglinien verlaufen, wird für den Schenkelhals durch Skizze 1, für die Bruchstelle durch Skizze 2 deutlich gemacht. Die Knochenbälkchen im unteren Ende der Röhre bewirken, daß der auf den Röhrenwänden lastende Druck gleichmäßig auf die ganze Fläche der unteren Gelenkpfanne verteilt wird. An dem schief verheilten Knochen wirkt der Druck jetzt nicht mehr parallel zur Achse der Röhre; die veränderte Inanspruchnahme erfordert eine Verdickung der Röhrenwände, damit die gleiche Last getragen werden kann wie vorher beim säulenförmigen Knochen durch dünnere Wände; auch erscheinen die Bälkchen des Spongiosagerüstes im Schenkelhalse verdickt und in Einzelheiten der Richtung leicht abgeändert. Die Bruchstelle ist ebenfalls durch ein Bälkchengerüst gestützt. Infolge der Ausbiegung des schiefverheilten Knochens nach außen ist die Innenwand der Röhre stärker belastet und dem entsprechend am unteren Ende das Balkenwerk dieser Seite bedeutend verstärkt im Vergleich zu dem der äußeren Seite.



massiver Stab = 10 gesetzt wird, in der zweiten Gestalt ein Gewicht = 21, in der dritten ein solches = 60 zu tragen vermögen" (H. v. Meyer). In den Gerüstwerken sind die einzelnen Bälkchen in den Linien des stärksten Druckes und Zuges angebracht, so daß sie den höchstmöglichen Widerstand leisten und die gleiche Belastung aushalten wie ein solider Tragbalken vom Umfang des Gerüstwerkes. Als Last fallen aber solche Hohlpfeiler und Gerüste viel weniger ins Gewicht als solide Bildungen.

Diese Verhältnisse waren in der Theorie schon wohlbekannt und wurden in der Praxis angewendet, als man entdeckte, daß im Skelett der höheren Wirbeltiere das Material genau den Gesetzen der Mechanik entsprechend verwendet sei. Die langen Knochen des Skeletts, die als Strebepfeiler wirken, wie Arm- und Schenkelknochen, sind Röhrenknochen, denn sie besitzen im Innern einen Hohlraum, der mit Knochenmark oder bei den Vögeln mit Luft gefüllt ist, und gleichen darin den Hohlpfeilern der Architekten. Die Bälkchen der Spongiosa aber, an den Enden der langen Knochen oder in den kurzen Knochen, sind nicht regellos angeordnet, sondern ihr Verlauf wird durch die Beanspruchung der betreffenden Skeletteile bedingt; sie fallen in die Richtung der Druck- und Zuglinien, in denen die an den Knochen angreifenden Lasten und Kräfte wirksam sind. So wirkt z. B. der Schenkelhals des Oberschenkels wie der Tragbalken eines Kranes. Wenn man für einen ähnlich gestalteten Kran mit gleicher Belastung die Druck- und Zuglinien konstruiert, so findet man entsprechend gerichtete Bälkchenzüge in der Spongiosa des Schenkelhalses wieder. Die Bälkchenzüge kreuzen sich senkrecht und treffen senkrecht auf die Oberfläche des Knochens auf, wodurch scherende, seitlich auf die Bälkchen wirkende Kräfte ausgeschaltet werden (vgl. Tafel 2). Der kompakte Knochenmantel der Schenkelröhre stellt nichts andres dar als eine Zusammendrängung der widerstandleistenden Bälkchen. Dazu enthält die Spongiosa des Oberschenkelhalses freilich noch anders gerichtete Bälkchen; denn dieser ist nicht nur für die Druckbelastung gebaut, wie ein Kran, sondern muß auch dem Zug der ansetzenden Muskeln, die besonders am Rollhügel (Trochanter major) angreifen, Widerstand leisten: daher die Bälkchenzüge, die in den Trochanter einstrahlen. Der Züricher Mathematiker Culman (1821—1881), der Begründer der graphischen Statik, ist es, der an den Präparaten des Anatomen Herm. v. Meyer diese bedeutsame Entdeckung machte.

Diese Art der Materialverwendung ist natürlich bei Knorpel wegen seiner ungenügenden Festigkeit nicht möglich, und so hat sie sich, wie das Knochenskelett aus dem Knorpelskelett, erst allmählich im Verlaufe der Stammesgeschichte entwickelt. Die Stufen, die sie bei ihrer individuellen Entstehung im Skelett des Einzelindividuums durchläuft, finden wir noch jetzt dauernd bei niederen Wirbeltieren hie und da erhalten. Die erste Stufe ist die, daß ein Skelettknorpel streckenweise von einer knöchernen Scheide umfaßt wird, wie man das bei manchen Fischen, z. B. beim Stör findet. Der nächste Fortschritt besteht darin, daß der von der Knochenscheide umschlossene Knorpel zerstört, aber nicht durch Knochengewebe, sondern durch Knochenmark ersetzt wird; solche Skelettstücke kommen bei Amphibien vor. Erst hieran schließt sich der Ersatz des Knorpels innerhalb der Knochenscheide durch spongiöses Knochengewebe, wie er in der Reihe der Amphibien und Reptilien auftritt; dabei können aber noch Knorpelreste im Innern des Knochens erhalten bleiben wie bei Schildkröten. Der vollkommenste Zustand, der oben geschildert wurde, findet sich erst bei Säugern und Vögeln überall durchgeführt.

Von höchstem Interesse wäre es, zu ermitteln, wie jener Aufbau des Knochens, der so vollkommen den Gesetzen der Mechanik entspricht, zustande kommt. Wir haben es

hier nicht einfach mit einer ererbten Struktur zu tun, sondern ihre Entstehung steht mindestens zum großen Teil unter dem unmittelbaren Einfluß der Beanspruchung. Denn wenn z. B. bei einem falsch verheilten Knochenbruch die Beanspruchung des Knochens von der normalen abweicht und somit die Druck- und Zuglinien nicht mehr mit der Richtung der Knochenbälkchen zusammenfallen, so kommt es in der Spongiosa zu Umbildungen, die nach einiger Zeit den mechanisch geforderten Zustand herstellen. Der Knochen wird durch Erneuerung seiner inneren Architektur wieder funktionsfähig (Jul. Wolff). Diese Umbildungen unter dem Einfluß der Tätigkeit bezeichnet Wilh. Roux als funktionelle Selbstgestaltung. Für die Kräfte, die hierbei tätig sind, ist man lediglich auf Vermutungen angewiesen; doch ist kaum eine andre Annahme möglich, als daß die Knochenzellen, durch den veränderten Reiz veranlaßt, diese Umwandlungen bewirken. Der maximale Reiz, dem sie bei normaler Stellung der Knochenbälkchen ausgesetzt sind, wirkt auf die Zellen gleichsam beruhigend und hält sie in ihrer Stellung fest. Veränderter Reizzustand aber regt sie zu erneuter Tätigkeit an: wie sie bei der Entstehung des Knochens als Knochenbildner, Osteoblasten, tätig waren, so werden sie jetzt zu Knochenbrechern, Osteoklasten, und lösen das Knochenbälkchen wieder auf, um ein neues aufzubauen in Anlehnung an die stehenbleibenden, in die Richtung der Kraftlinien fallenden Bruchstücke.

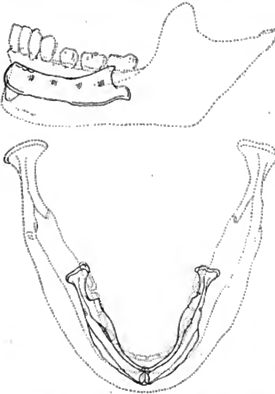


Abb. 82. Umrisse des Unterkiefers eines neugeborenen Menschen, in die punktierten Umrisse des erwachsenen Unterkiefers eingezeichnet, von der Seite und von oben. Nach Kölliker.

Solche Auflösungs- und Neubildungsvorgänge sind offenbar im Knochenskelett viel häufiger, als man bei seinem festen Gefüge annehmen möchte, und spielen sich vor allem bei dem Wachstum vieler Knochen regelmäßig ab. Das Knochengewebe wächst, im Gegensatz zum Knorpel, nicht interstitiell sondern appositionell, nicht durch Einschaltung, sondern durch Auflagerung neuer Teile. Auf diesem Wege aber kann sich die jugendliche Form eines stark gewölbten Knochens, z. B. eines menschlichen Stirnbeins, nicht in die schwächer gewölbte Form des erwachsenen Knochens, oder der stark gebogene Unterkiefer des Kindes in den weniger gebogenen des Mannes umwandeln, auch dann nicht, wenn die Auflagerung an verschiedenen Stellen ungleich wäre: man kann beispielsweise aus dem erwachsenen Kiefer nicht ein Gebilde von der Größe und Gestalt des jugendlichen Kiefers herausschneiden (Abb. 82). Beim Wachstum muß daher neben Neubildungen auch an vielen Stellen Resorption alter Knochenmasse vorkommen, um die endgültige Gestaltung herbeizuführen. Beim Röhrenknochen kann der innere Hohlraum eine so große Weite haben, daß der ganze junge Knochen darin Platz hätte; dessen Hohlraum muß sich also durch Resorption erweitert haben und seine ganze ursprüngliche Wandung ist im Laufe der Entwicklung der Auflösung anheimgefallen (Kölliker). — Wenn wir auch hier, wie wir es oben für die Umwandlungen in der Spongiosa taten, den Reiz für die Auflösung sowohl wie für die Neubildung in veränderten Spannungsverhältnissen innerhalb der

betreffenden Skeletteile annehmen dürfen, so würde die gesamte Ausgestaltung, die das Knochenskelett während des Wachstums erfährt, auf funktioneller Selbstgestaltung beruhen.

Einfache Gesetze der Mechanik sind es auch, die in den Dickenverhältnissen der Skelettknochen ihren Ausdruck finden. Kein geringerer als Galileo Galilei (1564—1642) hat zuerst auf die Tatsache hingewiesen, daß bei großen Tieren das Skelett

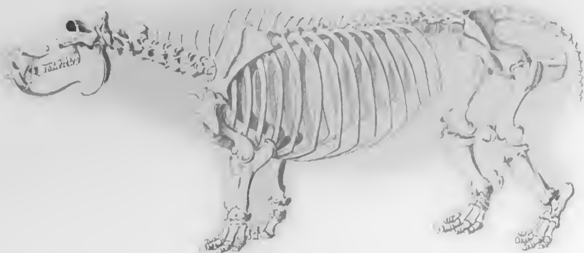


Abb. 83. Skelett des Nilpferds (Hippopotamus amphibius L.), in den Umriß gezeichnet. Nach Pander u. D'Alton.

verhältnismäßig stärker gebaut ist als bei kleinen, und er hat zugleich die mechanische Begründung dafür gegeben. „Es läßt sich leicht beweisen, schreibt er, daß nicht bloß die Menschen, sondern auch selbst die Natur die Größe ihrer Schöpfungen nicht über gewisse Grenzen hinaus ausdehnen kann, ohne ein festeres Material zu wählen und ohne sie monströs zu verdicken, so daß ein Tier von riesigen Dimensionen eine unmäßige

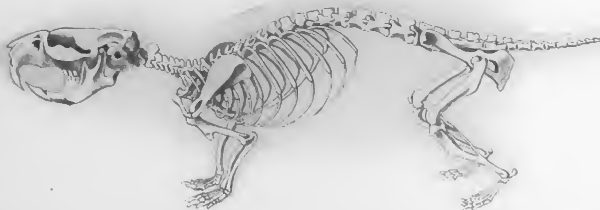


Abb. 84. Skelett des Lemmings (Myodes lemmus L.), in den Umriß gezeichnet. Nach Pander u. D'Alton

Dicke haben müßte.“ Große und dicke Knochen stellen selbst eine bedeutende Belastung für das Knochengerüst dar, und wenn eine bestimmte Größengrenze überschritten wird, würde das Skelett nur mehr sich selbst tragen und weitere Belastung nicht auf sich nehmen können, außer wenn es aus festerem Material wäre. Die in gleicher absoluter Größe nebeneinander gezeichneten Skelette eines Nilpferds (Abb. 83) und eines Lemmings (Abb. 84) zeigen auf das deutlichste, wieviel zarter der Knochenbau des kleinen Tieres ist. Das läßt sich auch mit Leichtigkeit zahlenmäßig belegen: das Gewicht des gesamten Skeletts mit Bändern beträgt, im Verhältnis zum Gesamtgewicht des Körpers berechnet,

bei der Spitzmaus 7,9%, bei der Hausmaus 8,4%, beim Kaninchen von etwa 1 kg Gewicht 9%, bei einer 2 kg schweren Katze 11,5%, bei einem jungen Dachshund von 4,8 kg 14%, beim Menschen 17—18%, oder in der Reihe der Vögel beim Zaunkönig 7,1%, beim Haushahn 11,7%, bei der Gans 13,4%. Das gilt natürlich nur unter den gleichen statischen Grundbedingungen. Der Seehund (Phoca vitulina L.), der sich vorwiegend im Wasser aufhält, auf dem Lande aber von seinem Skelett nicht getragen wird, hat bei einem Gesamtgewicht, das dem des Menschen nicht gerade nachsteht, ein Gewicht des Skeletts von nur 11%; hier hilft eben das Wasser den Körper tragen.

Wie der innere Aufbau und die Größenverhältnisse, so stehen auch die äußere Gestalt und die Oberflächenbildung des Knochens in unmittelbarer Abhängigkeit von seinen Beziehungen. Die Einwirkungen des Zuges, den Muskeln und Bänder auf den Knochen ausüben, sind es, die sein Relief modeln: „Hunderte von Fortsätzen und Tausende von Ursprüngen und Ansatzfeldern hält das Skelett der Muskulatur entgegen, damit sie auf die Knochen wirke, damit das ganze System von Hebeln in Bewegung gerate" (Rauber). Nur eine harte Substanz wie der Knochen macht eine so feine Ausgestaltung des Reliefs möglich, gestattet eine so weitgehende Anpassung der Oberfläche an die Zugwirkungen. Fortsätze und Leisten des Knorpels müssen plumper sein, um genug Widerstandsfähigkeit zu haben. Knorpelskelette haben daher viel weichere, verschwommenere Formen als solche aus Knochen. Die Vergrößerung der Muskelansätze geschieht, wenigstens in vielen Fällen, erst während des individuellen Lebens unter der direkten Einwirkung des Muskelzugs. Dieser wirkt offenbar als Reiz auf das den Knochen überziehende Bindegewebe, das Periost, und führt zur Ablagerung neuer Knochensubstanz. So entstehen die Knochengräten am Schädeldach vieler Säuger, die den besonders starken Kaumuskeln als Ansatzflächen dienen, z. B. bei Raubtieren oder großen Affen (Abb. 217); den jungen Individuen fehlen sie noch; sie bilden sich erst Hand in Hand mit der Zunahme der Muskulatur. Ebenso ist es mit dem Brustbeinkamm der fliegenden Vögel, der die Ansatzfläche für die Flugmuskeln liefert; bei einer eben flüggen Taube z. B. ist er viel weniger ausgedehnt als bei der erwachsenen, während das übrige Skelett schon völlig ausgebildet ist. Besonders da, wo kleine Knochen an ihrer beschränkten Oberfläche starken Muskeln Ansatz bieten sollen, ist die Ausbildung der Leisten und Fortsätze überaus reichlich und läßt geradezu monströse Gebilde entstehen, wie den Oberarm des Maulwurfs oder des Mauerseglers (Abb. 85). Andrerseits nimmt bei Vergrößerung der Knochen ihre Oberfläche nicht im gleichen Maße zu wie ihr Gewicht und wie die zu ihrer Bewegung nötige Muskelmasse; deshalb müssen hier die Ansatzflächen besonders ausgiebig vergrößert werden, und es sind die Skelette großer Tiere verhältnismäßig zackiger und rauher als die kleiner Tiere, wie wiederum ein Vergleich der Skelette von Nilpferd und Lemming zeigt.


Abb. 85. Rechter Oberarm des Mauerseglers (Apus apus L.), von der Rückenseite gesehen. Vergr. 3fach.

a) Die Wirbelsäule.

Die knorpligen und knöchernen Skelette entstehen in Anlehnung an die Chorda. Wie bei Amphioxus die membranösen Stützorgane nach der Rücken- und Bauchseite von ihr ausgehen, so sind es bei den niederen Fischen knorplige Skeletteile, die sich an die Chorda anlegen. Diese bilden aber nicht, wie das membranöse Skelett dort, zusammenhängende Röhren und Platten; solche würden für die Beweglichkeit ein zu großes

Hindernis sein. Es bilden sich vielmehr einfache Knorpelstücke, sogenannte Bögen, die mit ihrer Basis der Chorda ansitzen, und zwar obere Bögen, die das Rückenmark umschließen (Neurapophysen), und untere Bögen, die im Rumpf einen Teil der Leibeshöhe begrenzen und im Schwanz die großen Körpergefäße einscheiden (Hämapophysen). Dieser Zustand ist dauernd bei Cyclostomen und Knorpelganoiden (Stören). Von der Basis der Bögen schreitet die Knorpelbildung fort und umschließt als ein Ring die Chorda: so kommt es zur Bildung knorpliger Wirbelkörper, die die Chorda umfassen und ein oberes und unteres Paar Bögen tragen. Zwischen den einzelnen Wirbelkörpern liegen hier bindegewebige Polster, die sogenannten Zwischenwirbelbänder, die ebenfalls von der Chorda durchbohrt werden, auf deren elastischer Beschaffenheit die Beweglichkeit der Wirbelsäule beruht. In der Mitte der Wirbel wird bei den Fischen die Chorda durch das Wachstum der Wirbelkörper eingeengt, zwischen den Wirbelkörpern wächst sie weiter. So erklärt sich die Gestalt der Wirbelkörper, die bei den Fischen, und ebenso bei sehr vielen ausgestorbenen Amphibien und Reptilien, vorn und hinten trichterförmig ausgehöhlt sind, bikonkav oder, wie man sagt, amphicoel. So ist an Stelle des elastischen Stützstabes, den die Chorda darstellte, ein gegliederter getreten, die Wirbelsäule. Die Wirbelkörper werden schon bei vielen Selachiern durch Einlagerung von kohlensaurem Kalk gefestigt; bei den höheren Fischen, den Knochenganoiden und Knochenfischen sowie bei allen übrigen Wirbeltieren, wird der Knorpel mehr und mehr durch Knochen ersetzt, und zwar verknöchern wie die Körper so auch die Bögen der Wirbel. Mit der Bildung der Wirbelsäule ist die Stützfunktion der Chorda auf diese übergegangen; die Chorda selbst ist überflüssig und wird zurückgebildet; doch bleiben mehr oder weniger deutliche Reste von ihr übrig, bei den Fischen und Säugern zwischen den Wirbeln, in den Zwischenwirbelscheiben, bei Amphibien und Reptilien im Innern der Wirbelkörper.

Die verschiedenen Entwicklungsstufen des Achsenskeletts, die wir bei der Vergleichung der niederen und höheren Wirbeltiere nebeneinander sehen, sind auch ungefähr die Stufen, die von der Wirbelsäule in ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung durchlaufen wurden. Sie wiederholen sich auch jetzt noch in großen Zügen in der Einzelentwicklung der höheren Wirbeltiere: im Embryo eines Säugers z. B. tritt zunächst nur eine einfache Chorda auf, die, wie beim Amphioxus, aus einem Epithelstreifen der Urdarmanlage entsteht; um die Chorda bilden sich knorplige Wirbelkörper mit dorsalen und ventralen Bögen, und diese verknöchern schließlich nach vorheriger Verkalkung; die Chorda wird dabei verdrängt.

In der Segmentierung der Wirbelsäule wird die Segmentierung des Wirbeltierkörpers am augenfälligsten wiedergespiegelt und am treuesten bewahrt. Aber sie ist nicht ursprünglich, sondern sie wird erst bedingt durch die ältere Segmentierung der Muskulatur. Diese ist schon von den Wirbeltierahnen ererbt und tritt überall in der Einzelentwicklung sehr früh auf in Gestalt der Segmentierung des Mesoderms, verliert aber bei den höheren Wirbeltieren im Laufe der Entwicklung an Deutlichkeit. Die oberen Bögen, stammesgeschichtlich die ersten Anlagen des segmentierten Achsenskeletts, entstehen an den Stellen, wo die Scheidewände zwischen den Muskelsegmenten, die Myosepten, an die Chordascheide grenzen, also stets zwischen zwei Muskelsegmenten. Muskelsegmentierung und Skelettsegmentierung sind also nicht identisch, sondern die Wirbel, die mit den oberen Bögen den gleichen Platz haben, wechseln mit den Muskelsegmenten ab. Die Muskelsegmente können vorn und hinten an zwei aufeinander folgende Wirbel ansetzen und diese somit gegeneinander bewegen. So bilden die Wirbel die Angriffspunkte für die Muskulatur zur Bewegung des Körperstammes.

Die Anforderungen, die an die Festigkeit der Wirbelsäule einerseits, an ihre Beweglichkeit andrerseits gestellt werden, sind verschieden groß. Daraus ergibt sich eine sehr wechselnde Gestaltung dieses Organs. Die Beweglichkeit der Wirbelsäule wird um so größer sein, je freier die Verbindung der Wirbel untereinander und je größer die Zahl der so verbundenen Wirbel ist; ihre Festigkeit dagegen steigt, wenn die Verbindung zwischen den Wirbeln straffer wird und deren Zahl abnimmt. Bei den Fischen genügt eine verhältnismäßig geringe Beweglichkeit der Wirbelsäule für die schlängelnden Ruderbewegungen. Die Wirbel sind bikonkav und durch Bindegewebscheiben ziemlich fest zu einem elastischen Stab verbunden, ohne miteinander zu gelenken; ihre seitlich zusammengedrückte Gestalt begünstigt die Bewegung in der Horizontalebene; Bewegungen in der Vertikalebene kommen meist nicht oder doch nur in sehr beschränktem Maße vor. Bei den meisten geschwänzten Amphibien und den Reptilien mit Ausnahme der Schildkröten sind die Wirbel gelenkig verbunden und gestatten dem Körper ausgiebige Schlängelbewegungen, die teils das Schreiten der schwachen Gliedmaßen unterstützen, teils allein die Fortbewegung bewerkstelligen. Der Zwischenknorpel, der bei niederen Amphibien die Wirbel verbindet, läßt bei den höheren und bei den jetzigen Reptilien einen hinteren Gelenkkopf und eine vordere Pfanne (procoeler Wirbel Abb. 86) oder umgekehrt (opisthocoeler W.) aus sich hervorgehen. Besonders da, wo die Ortsbewegung durch Schlängelung allein bewirkt wird, ohne Hilfe von Gliedmaßen, ist die Beweglichkeit in hohem Grade gesteigert durch die Vermehrung der Wirbelzahl: so haben die gliedmaßenlosen Amphibien, die Gymnophionen, bis 275, die Schlangen bis 400 Wirbel. Da der Leib dem Boden meist aufliegt, ist auch in der Medianebene eine besondere Festigkeit der Wirbelsäule nicht notwendig. Anders ist das bei den Froschlurchen und den Säugern. Hier wird der Rumpf durch die beiden Gliedmaßenpaare getragen und schwebt stets oder doch zeitweilig in der Luft. Die Wirbelsäule muß die feste Achse abgeben, die ihn in dieser Lage stützt. Bei den Froschlurchen wird die Beweglichkeit der Wirbelsäule beschränkt durch die geringe Zahl der Wirbel — beim Frosch sind es bis einschließlich zum Sakralwirbel, an dem der Beckengürtel befestigt ist, deren 9, und dann folgt das Steißbein (Abb. 89). Die Wirbel sind zwar durch Gelenke zwischen den Wirbelkörpern und zwischen besonderen Gelenkfortsätzen der Bögen verbunden, aber Gelenkkapseln und Längsbänder an der Wirbelsäule bewirken, daß deren Bewegungen nicht sehr ausgiebig sind. Bei den Säugern bildet die Wirbelsäule einen gewölbten Bogen zwischen den beiden Tragpunkten. Bei kleinen Säugern können sich die Wirbel eine größere Beweglichkeit bewahren; damit dies möglich ist, muß die Wölbung des Bogens stärker sein; bei großen Säugern dagegen

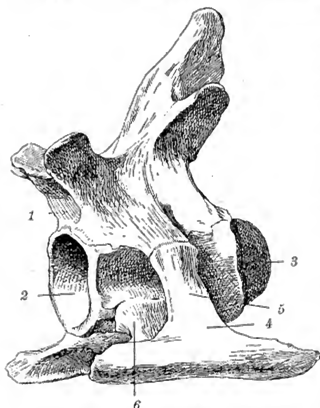


Abb. 86. Halswirbel vom Gangesgavial (Rhamphostoma gangeticum Gmel.), von links. 1 Rückenmarkskanal, 2 Gelenkpfanne, 3 Gelenkkopf, 4 rudimentäre Rippe, mit 2 Köpfen (5 u. 6) an den Wirbelkörper ansetzend.

ist die Belastung der Rumpfwirbelsäule zu groß, als daß ihr eine große Beweglichkeit bleiben könnte: der Löwe kann keinen Katzenbuckel machen; die Wirbel werden straffer verbunden und damit die stärkere Wölbung überflüssig (vgl. Nilpferd und Lemming Abb. 83 und 84). Die Bausteine des Bogens, die Wirbel, sind an den beiden Endpunkten am stärksten, an dem höchsten Punkte dagegen schwächer ausgebildet; beim Pferd z. B. ist der 1. Rückenwirbel 7,2 cm lang und 6 cm breit, der 6. Lendenwirbel 5,3 cm lang und 6 cm breit, der 11. Rückenwirbel jedoch, der an der Höhe der Wölbung liegt, nur 4,7 cm lang und 5,1 cm breit. Die Wirbelkörper sind nicht durch Gelenke, sondern durch elastische Zwischenscheiben verbunden, dagegen tragen die oberen Bögen paarige Gelenkfortsätze. Bei den Vögeln schließlich, wo der Rumpf nur auf einem Gliedmaßenpaare ruht, hat der Teil der Wirbelsäule, der mehr oder weniger wagrecht liegt, seine Beweglichkeit fast ganz eingebüßt: eine große Anzahl der Wirbel vor und hinter der Unterstützungsstelle, der Beckenregion, sind durch Verknöcherung fest vereinigt, dagegen sind, zu ausgleichender Erhöhung der Gesamtbeweglichkeit, die Wirbel des Halses durch Sattelgelenke verbunden und der Hals daher um so beweglicher, besonders wenn seine Wirbelzahl gesteigert ist.

Wo die Masse und die Zahl der Muskeln, die an den Wirbel ansetzen, bedeutend ist, da müssen vermehrte Ansatzflächen für Muskeln geschaffen werden. Dazu dienen Fortsatzbildungen der Wirbel: dorsal von der Stelle, wo die oberen Bögen zusammenstoßen, entspringt der unpaare Dornfortsatz, und seitlich setzen sich an den Wirbelkörper die Querfortsätze an. Die Stärke dieser Fortsätze entspricht ihrer Beanspruchung, sei es, daß diese durch Muskelzug geschieht, oder daß durch Bandapparate Lasten an ihnen befestigt sind, wie bei manchen Säugern die Last des Kopfes vermittels des Nackenbandes an den Dornfortsätzen der Brustwirbel. Es ist weniger die Bewegungsfähigkeit der Wirbel selbst als ihre Rolle als fester Punkt für die Bewegungen anderer Skeletteile, die solche Bildungen erzeugt; an dem sehr beweglichen Hals der Vögel z. B. sind diese Fortsätze nur verhältnismäßig wenig ausgebildet.

Wenn also die Wirbel auch überall nach dem gleichen Grundplan gebaut sind, so ist ihre Gestalt doch mannigfach verschieden, je nach den Anforderungen, denen sie genügen müssen, und zwar nicht bloß bei verschiedenen Tiergruppen, sondern meist auch innerhalb der gleichen Wirbelsäule. Denn die Leistungen, die den Wirbel an verschiedenen Stellen einer Wirbelsäule obliegen, können sehr ungleichartig sein, und damit ändert sich die Größe und Gestalt der Wirbel, die Beschaffenheit ihrer Fortsätze und Anhänge und ihre Beziehungen zueinander. Die Wirbelsäule differenziert sich so in einzelne Abschnitte oder Regionen. Bestimmend für die Abgrenzung dieser Regionen erscheint im allgemeinen die Befestigung der Gliedmaßen am Körper: vom Kopf bis zur Anheftungsstelle der Vordergliedmaßen reicht die Halsregion; dann folgt die Rumpfregion, bis zur Befestigungsstelle der Hintergliedmaßen; diese sind vermittels des Beckengürtels direkt mit Wirbeln verbunden, und ihre Anheftung kennzeichnet die Kreuz- oder Sakralregion, und das Ende der Wirbelsäule von hier an bildet die Schwanzregion. Da die Vordergliedmaßen bzw. der Schultergürtel nicht unmittelbar an Wirbeln befestigt, sondern vielmehr den Rippen aufgeheftet sind, muß für die Grenze von Hals und Rumpf ein genaueres Kennzeichen gesucht werden: das ist der Besitz gut ausgebildeter Rippen, der die vorderen Rumpfwirbel auszeichnet. Die hinteren Rumpfwirbel tragen oft nur Rippenrudimente und werden dann als Lendenwirbel den vorderen, den Brustwirbeln gegenübergestellt.

Bei den Fischen, wo die Gliedmaßen zur Wirbelsäule keine Beziehungen haben, sind die regionalen Unterschiede in der Wirbelsäule am geringsten. Wo Rippen vorhanden sind, kann man die rippentragenden Wirbel als Brustwirbel von den übrigen, den Schwanzwirbeln, unterscheiden; wo aber keine Rippen vorkommen, wie bei vielen Selachiern, manchen Ganoiden und den Büschelkiemern (Lophobranchiern, z. B. Hippocampus), da fällt natürlich auch dieser Unterschied fort, und alle Wirbel sind nahezu gleich. Auch bei den gliedmaßenlosen Amphibien (Gymnophionen) und Reptilien (Schlangen und Amphisbaeniden) sind bloß jene beiden Abschnitte vorhanden.

Die Regionen der Wirbelsäule sind aber nicht etwa ihrem Umfange nach gleichmäßig begrenzt, sondern können selbst bei nahe verwandten Tieren an Wirbelzahl wechseln, indem sich die eine auf Kosten der andern ausdehnt. So ist es häufig bei Brust- und Lendenregion; unter den Raubtieren hat z. B. die gestreifte Hyäne 16 Brustwirbel und 4 Lendenwirbel, die gefleckte Hyäne deren 15 bzw. 5, die Bären und Marder 14 bzw. 6, die Katzen und Hunde 13 bzw. 7. In die Kreuzregion, die ursprünglich nur wenige Wirbel enthält, werden bei Vögeln und Säugern eine wechselnde Anzahl Rumpf- und Schwanzwirbel einbezogen, nehmen an der Verrichtung der Kreuzwirbel, am Tragen des Beckens, Anteil und verschmelzen nicht selten durch Verknöcherung mit ihm zu einem einheitlichen Skelettstück.

Die Halswirbel zeichnen sich durch das Fehlen oder die rudimentäre Ausbildung (Abb. 86) von Rippen aus. Sie sind um so zahlreicher, je größere Beweglichkeit der Hals besitzt. Bei den Fischen ist ein Hals nicht differenziert; die Amphibien haben nur einen Wirbel, den man als Halswirbel ansprechen kann. Dagegen ist deren Zahl bei den Reptilien allgemein größer: bei den Eidechsen und ihren Verwandten beträgt sie zwischen 8 und 10; bei manchen ausgestorbenen Formen aber steigt die Zahl ganz bedeutend, bei den Plesiosauriern z. B. auf 40. Auch bei den Vögeln sind die Halswirbel zahlreich und daher der Hals oft sehr beweglich: die geringste Zahl, 9, findet sich nur bei einigen Singvögeln, dagegen besitzen die Schwäne 23—25 Halswirbel. Bei langem Hals würde die Last des Kopfes an einem langen Hebelarm wirken und daher schwer zu tragen sein; durch **S**förmige Biegung des Halses, wie beim Schwan oder Flamingo, aber sitzt der Kopf gleichsam auf einer federnden Stütze und befindet sich in sichererer Gleichgewichtslage. Bei den Säugern kehrt stets die Siebenzahl der Halswirbel wieder, mag der Hals kurz sein wie beim Walfisch oder lang wie bei der Giraffe. Infolge dieser geringen Wirbelzahl und bei dem Mangel von Gelenken zwischen den Wirbelkörpern ist der Hals der Säuger, auch wenn er lang ist, wenig beweglich. Nur bei den Unpaarhufern sind die hinteren Flächen der Wirbelkörper besonders in der Halsgegend ausgehöhlt und können sich daher auf den entsprechend gestalteten Zwischenwirbelscheiben, die als Gelenkhöcker dienen, leichter bewegen. Wo der Hals besonders versteift werden muß, sind die Halswirbel kurz und können miteinander verschmelzen: so sind beim Maulwurf der zweite, dritte und vierte Halswirbel verschmolzen, bei dem nach Maulwurfsart grabenden Nager Siphneus der dritte bis siebente, bei manchen Walen (Balaena, Hyperoodon) alle Halswirbel. Eine Ausnahme von der Regelmäßigkeit der Siebenzahl machen nur manche Faultiere: Choloepus hoffmanni Ptrs. hat nur sechs Halswirbel; dagegen hat eine andere Faultiergattung, Bradypus, deren neun, indem zwei Rumpfwirbel dem Halse angefügt sind. Dadurch hat auch der Aï (Brad. tridactylus Cuv.) eine Beweglichkeit seines Halses erlangt wie kein anderer Säuger: er kann sein Gesicht vollkommen in den Nacken drehen. — Die besondere Gestaltung, die der erste und zweite

Halswirbel bei den Amnioten besitzen, soll unten bei der Besprechung des Schädels erörtert werden.

Die Rumpfwirbelsäule dehnt sich vom Ende der Halsregion bis zu den Wirbeln aus, die das Becken tragen. Ihr Beginn wird durch die Anwesenheit gut ausgebildeter Rippen bezeichnet. Rippen sind paarige, knorpelige oder knöcherne Anhänge der Wirbel, die sich in die bindegewebige Scheidewand zwischen zwei Muskelsegmenten hinein erstrecken. Wenn sie auch nur in der Rumpfregion eine bedeutende Ausbildung erreichen, so können sie doch jedem Wirbel zukommen. So finden sich bei den Reptilien und Vögeln, stellenweise auch bei Säugern vielfach noch am Hals, besonders aber am Schwanz Rippenreste, die sich an diesen exponierten Stellen als Schutzorgane für große Blutgefäße erhalten haben; am Hals bilden sie, mit ihrem doppelten Ansatz am Wirbel jederseits einen kurzen Kanal (Foramen transversarium), und am Schwanz vereinigen sie sich mit ihren freien Enden ventral vom Wirbel und schließen den sogenannten Hämalkanal ein. Bei den Fischen erstrecken sich die Rippen, soweit sie in der Leibeshöhlenwand liegen, so weit wie die Leibeshöhle; sie schließen sich aber auf der Ventralseite derselben nicht an ein Brustbein an; manche Fische besitzen horizontale Rippen, die natürlich nur als Ansatzpunkte für die Muskeln oder als Stützen für die Muskelscheidewände dienen. Bei den Amphibien sind die Rippen unbedeutend entwickelt. Dagegen umgreifen sie bei Reptilien, Vögeln und Säugern den vorderen Teil der Leibeshöhle spangenartig, und die vordersten vereinigen sich auf der Ventralseite mit einem besonderen Skelettstück, dem Brustbein. Dieses ist, wahrscheinlich auch stammesgeschichtlich, im Anschluß an den Schultergürtel entstanden durch Vereinigung der einander entsprechenden knorpeligen Rippenenden; es fehlt, wo die Vordergliedmaßen und mit ihnen der Schultergürtel rückgebildet sind, wie bei den Schlangen. Brustwirbelsäule, Rippen und Brustbein bilden einen festen Panzer um den vorderen Abschnitt der Leibeshöhle; sie stellen den Brustkorb dar, in dem Herz und Lungen, die Eingeweide von konstantem Umfang, geschützt liegen. Auch beim Tragen der Baucheingeweide sind wenigstens die hinteren Rippen beteiligt; unter den Säugern reichen daher bei Tieren mit schweren Eingeweiden, also bei den großen Pflanzenfressern, wie den Dickhäutern, Einhufern und Wiederkäuern, die Rippen weiter nach rückwärts als bei den Fleischfressern; letztere haben daher eine längere Lendenwirbelsäule. Um eine Erweiterung und Verengerung des Brustkorbes zu gestatten, sind die Rippen beweglich an der Wirbelsäule eingelenkt, und zwar im allgemeinen mit zwei Gelenken, deren eines am Wirbelkörper, das andere am Querfortsatz liegt. Damit ist zwar ihre Beweglichkeit auf die Drehung um eine Achse beschränkt, andererseits aber der Festigung des Brustkorbes Rechnung getragen.

Auf die Bewegungen des Brustkorbes ist in dem Abschnitt über die Atmung noch näher einzugehen. Hier sei nur noch der Form desselben gedacht. Diese ist einerseits durch die Schwere des Skelettes selbst und der Weichteile, andererseits durch den Ansatz der Vordergliedmaßen mechanisch bedingt. Wo der Körper auf den vier Gliedmaßen wie auf Stützen ruht, da wird durch Heranrücken der Vordergliedmaßen an die Wirbelsäule die Tragkraft dieser Gliedmaßen erhöht, dabei aber der Brustkorb in seinem vorderen Teil eingeengt. In ähnlichem Sinne macht sich die Belastung geltend, die als Zug nach unten wirkt und dem Brustkorb eine gekielte Form mit herzförmigem Querschnitt gibt, und das um so mehr, je größer die Tiere sind: so finden wir's unter den Reptilien beim Chamäleon, unter den Säugern bei denen, die auf vier Füßen laufen

(Abb. 87 A). Wo dagegen bei kurzen Gliedmaßen der Körper auf der Unterseite gewöhnlich eine Unterstützung hat, sei es durch Aufliegen auf dem Boden wie bei den meisten Reptilien und dem Maulwurf oder durch Aufenthalt im Wasser, wie bei den Schwimmsäugern, da wirkt der Zug der Belastung nicht auf den Brustkorb ein, und seine Gestalt ist abgeflacht faßförmig. Ebenso ist er gebaut bei Säugern mit aufrechter Haltung (Abb. 87 B), wo der Druck des Skelettgewichts und der Eingeweide nicht senkrecht zur Wirbelsäule, sondern parallel zu ihr wirkt. Bei herzförmigem Querschnitt des Brustkorbes würde dann die Belastung an einem zu großen Hebelarm angreifen; durch seitliche Wölbung der Rippen wird aber der Schwerpunkt des Brustkorbes dem Tragapparat, der Wirbelsäule, genähert, und so gestalten sich die statischen Bedingungen viel günstiger. Daher haben Säuger mit aufrechter Haltung, wie die auf den Hintergliedmaßen hüpfenden Tiere (Springmaus, Känguruh) und besonders die höheren Affen und der Mensch einen Brustkorb, bei dem der Breitendurchmesser den Mediandurchmesser überwiegt.

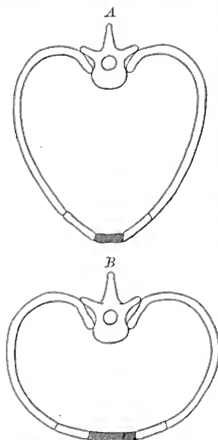


Abb. 87. Schematischer Querschnitt durch den Brustkorb
A eines auf vier Füßen laufenden Säugers und B des Menschen. Brustbein schraffiert. Nach Wiedersheim.

Das Brustbein, durch die Rippen gestützt, bietet zugleich einen Ansatzpunkt für die zu den Vordergliedmaßen gehenden Muskeln und ist daher in seiner Ausbildung von der Wichtigkeit und Inanspruchnahme dieser Gliedmaßen bedingt. Bei Reptilien und Säugern ist es daher gering entwickelt im Vergleich zu den Vögeln: hier wird es zu einer großen Knochenplatte mit mehr oder weniger hohem Kiel, der zum Ansatz für die Flugmuskeln dient und mit der Masse dieser Muskeln wächst oder abnimmt (vgl. unten bei Flug). Auch bei fliegenden und grabenden Säugern erhält das Brustbein einen Kiel, wenn auch nur von geringerer Höhe: so bei den Fledermäusen und beim Maulwurf (Abb. 88).

Der Besatz mit Rippen bildet für die Rumpfwirbel immerhin eine nicht unbedeutende Behinderung in der Bewegung gegeneinander. Daher erfolgen die Bewegungen der Rumpfwirbelsäule, besonders bei den Säugern, hauptsächlich in ihrem hinteren Abschnitt, wo die Rippen fehlen, in der Lendenregion: diese ist zwischen die durch die Hintergliedmaßen fixierte Kreuzregion und die Brustregion als Gebiet größerer Beweglichkeit eingeschaltet; sie ist das „Deichselgelenk des Lokomotionsapparates" (Welcker). Welche Bedeutung die Länge der Lendenregion für die Beweglichkeit der Säuger hat, wird durch folgende Zahlen erläutert: bei dem schwerfälligen Faultier (Choloepus) mißt sie noch nicht $1/6$ der Brustregion, beim Lemur $3/4$, bei der Meerkatze etwa $5/6$, bei der Wildkatze sind Lenden- und Brustregion gleich (Lucae). Der hintere Teil der Leibeshöhle, der Bauch, ist daher meist ohne Schutzvorrichtungen, außer wo besondere „Bauchrippen" vorkommen, wie bei manchen Reptilien (vgl. unten). Dadurch wird aber zugleich der sehr wechselnde Füllungszustand der Baucheingeweide ermöglicht, der durch die Füllung von Magen und Darm mit voluminöser Nahrung, und bei den weiblichen Säugern durch die Entwicklung der Jungen im Mutterleibe bedingt wird.

Die Kreuzwirbel sind in ihrer besonderen Gestalt und ihrem sonstigen Verhalten bestimmt durch ihre Aufgabe, das Becken zu tragen und damit als Stützpunkt für die Hintergliedmaßen zu dienen. Sie erreichen daher eine bedeutendere Größe als die anderen Wirbel, besitzen starke, oft mächtig verbreiterte Querfortsätze und sind häufig untereinander und mit den Nachbarwirbeln verwachsen. Die Zahl der Kreuzwirbel ist ursprünglich gering; bei Amphibien ist es nur einer, bei Reptilien einer oder meistens zwei; zwei finden sich auch, der nahen Verwandtschaft entsprechend, beim Vogelembryo, und auch bei den Säugern sind ursprünglich nur einer oder zwei vorhanden. Wo die Hintergliedmaßen von erhöhter Bedeutung für die Fortbewegung sind, da macht sich das in der Gestaltung der Kreuzwirbel geltend. So ist der eine Kreuzwirbel der Froschlurche oft gewaltig entwickelt, und seine Querfortsätze verbreitern sich flügelartig (Abb. 89). Bei den Vögeln und vielen Säugern verwachsen eine Anzahl benachbarter Wirbel mit den Kreuzwirbeln zu einem einheitlichen Knochen, dem Kreuzbein, und verstärken so den Tragapparat des Beckens. Besonders auffällig ist das bei den Vögeln, wo die Hintergliedmaßen das ganze Körpergewicht zu tragen haben; hier können bis zu 23 Wirbel in das Kreuzbein eingehen. Bei den Säugern vereinigen sich bis zu 11 Schwanzwirbel mit den beiden Kreuzwirbeln.

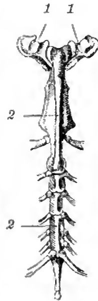


Abb. 88. Schlüsselbein, Brustbein und Rippenansätze beim Maulwurf. 1 Schlüsselbein, mit Muskelgräten; 2 Brustbeinkiel. Nach Pander u. D'Alton.

Am allerwechselvollsten in seiner Ausbildung ist der Endabschnitt der Wirbelsäule, ebenso wechselnd wie die Aufgaben, die ihm zufallen. Bei den Fischen kann man von einem eigentlichen Schwanzteil nicht sprechen. Die Gestalt der Wirbel zeigt in der ganzen Wirbelsäule nur geringe Unterschiede; das hängt mit der einheitlichen Leistung des ganzen Organs zusammen. Der Endabschnitt des Körpers nimmt einen wesentlichen, ja zuweilen den Hauptanteil an der Schlängelbewegungen, die den Fisch vorwärtstreiben. Wenn man die Wirbel, denen die Rippen fehlen, als Schwanzwirbel bezeichnen wollte, so wäre das natürlich nur dort anwendbar, wo überhaupt Rippen vorkommen, und das ist bei einer großen Zahl der Formen nicht der Fall; aber auch dort ist dieser Unterschied ein sehr äußerlicher; bei den Schollen z. B. müßte man dann den größten Teil der Wirbelsäule zum Schwanz rechnen, da hier die Leibeshöhle und damit auch die Rippe ganz auf den vordersten Abschnitt beschränkt sind. Bei den Schwanzlurchen ist die Schwanzwirbelsäule gut ausgebildet, besonders wenn der Schwanz im Wasser als Ruder dient. Bei den Froschlurchen dagegen sind die hinter dem Kreuzwirbel gelegenen Wirbel zu einem griffelartigen Knochen verschmolzen, dem Steißbein (Abb. 89, *1*). Dieses tritt aber nicht wie ein Schwanz aus dem Körper hervor; vielmehr ist bei diesen Tieren, deren Hintergliedmaßen meist allein die springende Bewegung vermitteln, zu einem Hilfsapparat des verhältnismäßig schwach befestigten Beckens geworden: es geht ein breiter Muskel von ihm zum Darmbein, und dieser verstärkt einerseits die Befestigung des Beckens, bewirkt aber auch Bewegung des Beckens gegen das Steißbein und hilft damit die Sprungbewegung ausgiebiger machen. Von großer Wichtigkeit ist der Schwanz als Verlängerung des schlängelnden Körpers (vgl. unten) bei den gliedmaßenlosen oder mit kurzen Beinen versehenen Amphibien und Reptilien. Daher ist die Zahl seiner Wirbel hier außerordentlich vermehrt; so kommen bei der Blindschleiche von etwa 110 Wirbeln 60 auf den Schwanz, bei dem Scheltopusik (Pseudopus apus Pall.) von 161 sogar 105. Die Schwanzwirbelsäule der heutigen Vögel ist rudimentär geworden. Der Urvogel Archae-

opteryx besaß noch eine eidechsenartig lange, zweiseitig befiederte Schwanzwirbelsäule (Abb. 39); dieser Vogel war wahrscheinlich noch mehr Klettertier als Flieger, und wir dürfen uns seinen Flug wohl als ein abwärts gerichtetes Flattern vorstellen; dabei wird ihm der Schwanz als Steuer und als Fallschirm gedient haben. Bei den heutigen Vögeln ist die Zahl der Wirbel auf 5—7 beschränkt, und das Ende der Wirbelsäule wird durch ein Knochenstück mit dorsalem, seitlich plattgedrücktem Kiel gebildet, das sogenannte Pygostyl; beim Embryo besteht es noch aus sechs getrennten Wirbelanlagen, die später verschmelzen. Dadurch wird ein fester Ansatzpunkt für die Schwanzfedern gewonnen; je zahlreicher diese sind, und je schwerer der Schwanz ist, und je höhere Ansprüche an ihn gestellt werden, um so stärker ist auch das Pygostyl ausgebildet; bei den Spechten, die sich beim Klettern auf die Schwanzfedern stützen, ist es ein großer Knochen mit pflugscharähnlichem Kiel, und seine Größe beim Pfauhahn ist weit bedeutender als bei der Henne, entsprechend dem gewaltigen Schwanz des Hahnes. Der Schwanz dient den Vögeln als Steuer beim Flug; bei den Laufvögeln, wo ihm diese Funktion abgeht, bleiben die letzten Schwanzwirbel getrennt und sind sehr schwach entwickelt. — Wenn also der Schwanz bei den Vögeln fast überall noch eine Beziehung zur Ortsbewegung, seiner ursprünglichen Funktion, bewahrt hat, so ist diese bei den Säugern nur noch in einer Anzahl von Fällen vorhanden; häufig ist die Bedeutung eine ganz sekundäre, und in vielen Fällen ist der Schwanz ein rudimentäres Organ geworden. Deshalb ist die Wirbelzahl ungemein wechselnd — sie schwankt zwischen 49 beim langschwänzigen Schuppentier (Manis tetradactyla L.) und 3 beim Gibbon und Schimpanse —, und die Differenzierung der Wirbel ist meist sehr gering. Bei den Walen und Sirenen hat der Schwanz seine ursprüngliche Funktion als Ruder, wenn auch in veränderter Weise, wieder aufgenommen, und dadurch erklärt sich die stärkere Entwicklung seiner vorderen Wirbel. Bei den Springtieren ist er ein nicht unwichtiges Hilfsorgan für den Sprung; zuweilen dient er als Stütze beim Sitzen auf den Hintergliedmaßen und bildet mit diesen einen Dreifuß, wie bei Känguruh, Springmaus und Erdferkel; in allen diesen Fällen besitzt er eine gut entwickelte Muskulatur zu mannigfacher Eigenbewegung, und diese verlangt Ansatzflächen und Fortsatzbildungen an den Wirbeln. Je mehr dagegen ein langer Schwanz mehr

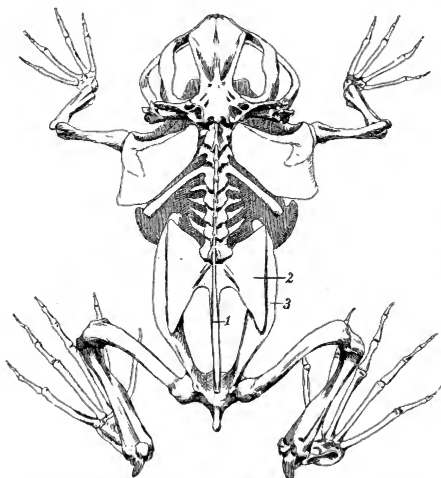


Abb. 89. Skelett der Wabenkröte (Pipa americana Laur.).
1 Steißbein, 2 Querfortsatz des Kreuzwirbels, 3 Darmbein (Ileum) des Beckens.

als Ganzes bewegt wird, wie der Steuerschwanz der Katzen, der Hängeschwanz der Altweltaffen, oder der nur als Fliegenwedel benutzte Schwanz der Rinder und Pferde, desto mehr nimmt auch Größe und Oberflächenausbildung der Wirbel ab und wird minimal bei den zahlreichen rudimentären Schwanzbildungen. Eine eigenartige Verrichtung als Greif- und stellenweise auch Tastorgan und damit wieder eine stärkere Differenzierung seiner Wirbel hat der Schwanz bei einer Anzahl baumbewohnender Säuger erhalten, seltsamerweise sind diese, mit einziger Ausnahme der Kusus (Phalanger) von den australischen Inseln, alle auf Südamerika beschränkt und gehören



Abb. 90. Zwergameisenfresser (Cyclotnrus didactylus L.). ½ nat. Größe.

den verschiedensten Ordnungen an unter den Beuteltieren sind es die Beutelratten (Didelphys), von Zahnarmen die baumbewohnenden Zwergameisenfresser (Tamandua und Cyclotnrus), (Abb. 90); ein Nager mit Greifschwanz ist der Greifstachler (Cercolabes villosus Wtrh.), von Raubtieren gehört der Wickelbär (Cercoleptes caudivolvulus Ill.) hierher, und eine Anzahl Neuweltsaffen (Ateles, Mycetes, Cebus) sind ebenso ausgezeichnet. Die Funktion des Greifens hat der Schwanz allerdings in einigen Fällen auch bei anderen Wirbeltieren, z. B. beim Seepferdchen (Hippocampus, Taf. 9) und beim Chamäleon (Taf. 14).

b) Der Schädel.

Das vorderste Ende des Achsenskeletts bildet der Schädel. Wie die Wirbelsäule durch ihre oberen Bögen zum Schutzorgan für das Rückenmark wird, so ist der Schädel ein solches für das Gehirn; und wie ferner an die Wirbelsäule Rippen als Stützeinrichtungen für die Wand der Brusthöhle ansetzen, so schließt sich an den Schädel der Stützapparat für den Vorderdarm an, das Kiemenskelett oder der Visceralschädel; zu ihm gehören die Kiefer und die Kiemenbögen mit ihren Verbindungsstücken. Beide Teile des Schädels, Hirn- wie Visceralschädel, unterliegen einer unendlichen Menge von Abänderungen, die in ihren Hauptzügen auf das engste mit der Funktion der betreffenden Teile in Zusammenhang stehen.

Der Vergleich des Hirnschädels mit den Wirbeln legt den Gedanken nahe, daß er nur ein vorderes Ende, eine durch die besonderen Verhältnisse bedingte Umbildung der Wirbelsäule sei. Es war Goethe, der als erster diesem Gedanken nähertrat. Auf dem Judenkirchhof in Venedig fand er 1790 einen zerfallenden Schöpsenschädel, und er glaubte, in den einzelnen Knochenkomplexen desselben hintereinander gelegene Wirbel wiedererkennen zu können. Zum ersten Male veröffentlicht wurden solche Ideen einige Jahre darauf durch den Jenenser Naturphilosophen Oken. Die Frage, ob der Schädel wirklich „aus Wirbeln zusammengesetzt" sei, oder, wie sie sich im Verlaufe der weiteren Forschung formulierte, ob das Kopfskelett metamer gegliedert sei, hat eine Unmenge von Untersuchungen hervorgerufen. Das Endergebnis ist, daß die Goethe-Okensche Wirbeltheorie des Schädels zwar einen richtigen Kern hat, aber in der Fassung, die jene Denker ihr gegeben, nicht haltbar ist. Indem man die fertigen Schädel verschiedener Wirbeltiere vergleicht, und die verschiedenen Entwicklungsstufen des Schädels bei den einzelnen Formen genau untersucht, kommt man zu der Anschauung, daß im Schädel ein vorderer Abschnitt von einem hinteren zu unterscheiden ist: in jenem, dem Urschädel oder Paläokranium, bestand wahrscheinlich nie eine metamere Gliederung; dieser dagegen, der Wirbelschädel oder das Neokranium, ist durch Verschmelzung segmentaler Abschnitte entstanden. Das darf aber nicht so aufgefaßt werden, als ob man noch jetzt in bestimmten gesonderten Schädelknochen die einstigen Wirbelkörper und ihre Bögen nachweisen könnte, wie Goethe das glaubte; nur in der Entwicklung treten vorübergehend Zustände auf, die eine solche metamere Zusammensetzung andeuten. Auf jeden Fall sind die das Schädeldach bildenden Knochen nicht mit oberen Bögen von Wirbeln vergleichbar; sie entstammen vielmehr, wie unten noch näher ausgeführt wird, der äußeren Knochenpanzerung des Kopfes und nicht dem Achsenskelett.

Es gibt sogar Wirbeltiere, denen ein Wirbelschädel völlig fehlt, die nur einen Urschädel besitzen. Dies ist der Fall bei den niedersten Fischen, den Cyklostomen: die knorplige Schädelkapsel schließt hier mit der Ohrkapsel ab, und als letzter Nerv tritt der 10. Hirnnerv, der Nervus vagus, aus dem Schädel, nicht wie bei anderen der 12. Das Achsenskelett besitzt bei den Cyklostomen gar keine Wirbelkörper, und seine Gliederung wird nur durch die das Rückenmark schützenden knorpligen Bogenstückchen angedeutet: es kann also kein Abschnitt der Schädelbasis aus einer Verschmelzung von Wirbelkörpern entstanden sein. Im Gegensatz zu den Zyklostomen erstreckt sich bei anderen Wirbeltieren der Schädel weiter nach hinten über das zentrale Nervensystem hin, aber nicht überall gleich weit. Die Zahl der Wirbelelemente, die mit dem Urschädel verwachsen, ist verschieden, bald kleiner bald größer. Bei den meisten Selachiern und den Amphibien ist

sie beschränkt, vielleicht 6 oder 8; dazu kann bei den übrigen Fischen noch eine wechselnde Zahl weiterer Wirbel kommen, so daß die Schädelgrenze schwankt. Bei Reptilien, Vögeln und Säugern dagegen ist eine feste Schädelgrenze entstanden, so daß ihre Schädel morphologisch untereinander gleichwertig sind.

Der Urschädel wird in seiner Form hauptsächlich durch die Form und Ausbildung des Gehirns und der Sinnesorgane beeinflußt. Gehirn, Gehörlabyrinth und Nasengruben sind von ihm umschlossen, und die Augen liegen zwischen den beiden letzteren in Buchten des Schädels, häufig unbeschützt; erst von den Reptilien an erhalten sie einen stärkeren Schutz durch Schädelteile. Die Größe des Gehirns, die bei den höheren Tieren stetig zunimmt, bedingt natürlich eine bedeutendere Wölbung und Ausdehnung des Hinterschädels, besonders bei den Vögeln und Säugern. Der Einfluß der Sinnesorgane aber ist so groß, daß man geradezu den Urschädel von vorn nach hinten in einen Nasen-, Augen- und Labyrinthschädel (nasalen, orbitalen und auditiven Abschnitt) einteilen kann; nach hinten schließt sich diesen bei allen Wirbeltieren, mit Ausnahme der Cyklostomen, der Wirbelschädel (occipitaler Abschnitt) an. Bei Fischen und Amphibien liegen die Abschnitte des Schädels in gerader Linie hintereinander. Von den Reptilien an verlagert sich jedoch die Nasenhöhle nach abwärts und näher an das Gehirn heran, schließlich sogar teilweise unter dasselbe, und dadurch wird die ursprünglich horizontale Schädelachse vorn umgeknickt. Dabei kommt es zugleich zur Bildung eines neuen, tiefer gelegenen Mundhöhlendaches durch einwärts wachsende Fortsätze des Gaumenbeins, die in der Mitte zusammenstoßen; die Schädelbasis bildet daher nicht mehr wie bei den Fischen und Amphibien das Dach der Mundhöhle. Durch diese Veränderungen wird die Form des Schädels erhöht und zugleich mehr und mehr verkürzt.

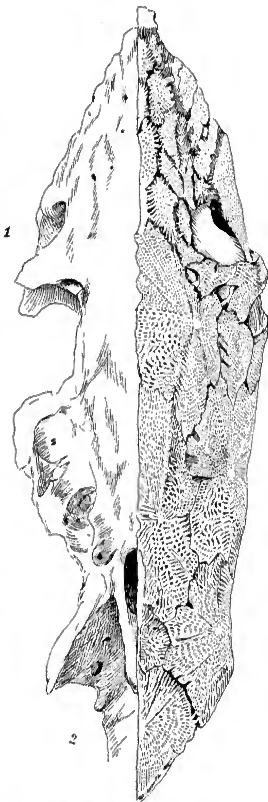
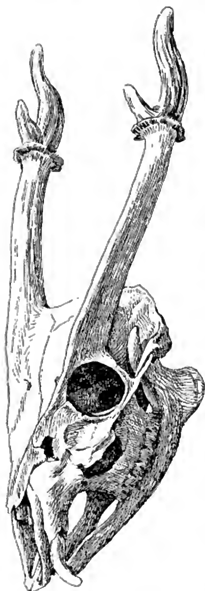


Abb. 91. Schädelkapsel des Störs; auf der rechten Seite sind die deckenden Hautknochen darüber gezeichnet. *1* Augenhöhle; *2* Wirbelsäule.

Wie die Wirbelsäule ist auch der Schädel ursprünglich knorpelig angelegt und verharrt zeitlebens in diesem Zustande bei den Cyklostomen, Plagiostomen und Knorpelganoiden. Dadurch aber, daß sich am Kopfe durch Knochenbildung in der Unterhaut ein Hautskelett bildet (Abb. 91), wird dem Schutzbedürfnis des Gehirns und der Sinnesorgane in vollerem Maße genügt, und der Knorpelschädel wird teilweise über-

flüssig. Die Knochen des Hautskeletts, das sich bei Ganoiden und anderen Fischen über den ganzen Körper erstreckt, bleiben bei höheren Tieren fast nur noch am Schädel erhalten und liegen ursprünglich als Deckknochen dem Knorpelschädel auf. Auch in der Mundhöhle entstehen solche Belegknochen und lagern sich der Basis des Knorpelschädels auf; sie bilden sich durch Verschmelzung der knöchernen Basalplatten von Zähnchen und bewahren ihren Zahnbesatz noch bei Fischen und manchen Amphibien, bei höheren Formen verlieren sie ihn; solche Knochen sind das Parasphenoid und das Pflugscharbein (Vomer). Vom Knorpelschädel gehen nur einige Teile, wie die Schädelbasis und die Ohrkapseln, in Verknöcherung über. Die anderen, nicht verknöcherten Teile bleiben bei Knochenfischen und Amphibien noch in großer Ausdehnung bestehen und werden auch noch auf die höheren Wirbeltiere fortgeerbt, aber sie treten mehr und mehr zurück und sind schon im embryonalen Schädel der Reptilien von großen Lücken durchbrochen; bei den Vögeln und Säugern sind im fertigen Zustande nur noch geringe Spuren von Knorpel im Schädel enthalten, besonders im nasalen Abschnitt.


Abb. 92.
Schädel des männlichen Muntjak (Cervulus muntjac Zimm.).

Für die kleine Hirnhöhle der niederen Wirbeltiere genügt eine flache Überdachung. Bei den Vögeln und Säugern aber, wo die Hirnhöhle an Umfang bedeutend zunimmt, bildet das Schädeldach über dem Gehirn ein Gewölbe. Dadurch wird bei den Vögeln und den kleinen Säugern mit geringem Stoffaufwand eine genügende Festigkeit erreicht, und es kann diese bei bedeutenderer Dicke der Knochen bis zu einem hervorragenden Maße erhöht werden. Ein Beispiel aufs höchste gesteigerter Leistungsfähigkeit bietet das Schädeldach der Wiederkäuer mit seiner gewaltigen Belastung durch Hörner oder Geweihe und seiner riesigen Beanspruchung für Stoß. Gewicht und Gestalt der Hörner und Geweihe und die mit diesen wechselnde Größe und Richtung des Druckes oder Zuges sind natürlich von Einfluß auf die Form des Schädeldaches: die rückwärts gerichteten Hörner des Büffels (Bubalus buffelus L.) bewirken eine starke Wölbung der Stirn, während bei seitwärts stehenden Hörnern die Stirn eben wird, eine Form, die dem Druck von der Seite angepaßt erscheint. Für das Tragen der Geweihe sind durch Verdickungen der Schädelwand gleichsam Strebepfeiler in diese eingefügt; durch sie wird die Last auf den ganzen Schädel verteilt. Besonders auffällig ist das beim Muntjak (Cervulus muntjac Zimm., Abb. 92), wo jederseits eine solche Verdickung zuseiten der Stirn herabläuft, entsprechend der rückwärts gerichteten Stellung des Geweihes.

Die Belastung des Schädels mit Geweihen und Gehörnen wirkt natürlich auf seine Befestigung an der Wirbelsäule zurück. Das Gewicht des Schädels wirkt an dem Hebel des Halses und wird bei gegebener Länge des Halses um so stärker zur Geltung kommen, je mehr der Hals sich der horizontalen Lage nähert, um so weniger, je mehr er senkrecht steht. Danach richtet sich also bei den Wiederkäuern die Stärke des Nackenbandes und

der Muskeln, die den Kopf tragen und bewegen, und zugleich auch die Ausbildung ihrer Ansatzpunkte. Besonders lehrreich ist in dieser Hinsicht der Vergleich der Skelette des geweihtragenden Hirsches und des geweihlosen weiblichen Tieres: am Schädel ist die Ausdehnung der Ansatzflächen für Nackenband und Muskeln beim Hirsch auffällig größer als bei einem allerdings etwas kleineren Tiere; sie verhalten sich etwa wie 8 : 5; die Dornfortsätze der letzten Hals- und ersten Rückenwirbel, wo das Band und die Muskeln befestigt sind, haben dort eine viel größere Länge als beim Weibchen; die längsten derselben maßen dort 14,5, hier 9 cm. Beim amerikanischen Bison, dessen gewaltiger Schädel wegen der horizontalen Stellung des Halses eine besonders starke Befestigung erfordert, mißt der Dornfortsatz des zweiten Brustwirbels 50 cm Länge, bei einer gesamten Höhe des Tieres von 1,65 m am Widerrist.

Wenn der Teil des Schädels, der an die Wirbelsäule angrenzt, durch Einschmelzung von Wirbeln entstanden ist, so ist es leicht begreiflich, daß im allgemeinen die Verbindung des Schädels mit dem ersten Wirbel ebenso geschieht wie die Verbindung der Wirbel untereinander. Im ursprünglichen Falle, bei den Fischen, ist es eine einfache Bandverbindung, die nur eine geringe Beweglichkeit des Schädels gestattet. Eine solche Festigung des Schädels ist mechanisch nicht unwichtig, da dieser bei der Bewegung gegen den Widerstand des Wassers vorangeht und gleichsam den Weg bahnen muß. Wo Tiere mit freierer Beweglichkeit des Kopfes sich wieder an das Leben im Wasser anpassen, stellt sich häufig von neuem eine Verkürzung und Versteifung des Halsteiles ein wie bei den Walen (vgl. oben). Bei höheren Tieren tritt eine gelenkige Verbindung zwischen Schädel und erstem Wirbel auf: bei den Reptilien und Vögeln ist am Schädel ein Gelenkkopf an der unteren Begrenzung des Hinterhauptloches gelegen, der in eine Pfanne des ersten Wirbels eingreift; bei den Amphibien und Säugern sind, abweichend von der Verbindung der Wirbel untereinander, zwei seitliche Gelenkköpfe am Schädel, durch Teilung eines ursprünglich einheitlichen, entstanden, und zwei seitliche Pfannen am ersten Halswirbel vorhanden.

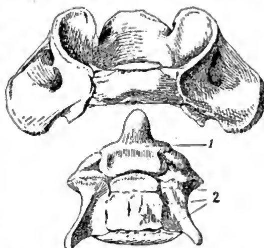


Abb. 93. Atlas und Epistropheus eines jungen Bären (Ursus americanus Pall.) von der Ventralseite.
1 Wirbelkörper des ersten Wirbels, mit dem Körper des Epistropheus (2) noch unvollkommen verwachsen.

Eine gesteigerte Beweglichkeit des Kopfes, die naturgemäß eine größere Verwendbarkeit der Sinnesorgane mit sich bringt, wird von den Reptilien an einmal durch die größere Beweglichkeit der Halswirbelsäule, besonders aber durch die eigentümliche Einrichtung der beiden ersten Halswirbel ermöglicht. Diese unterscheiden sich von den übrigen durch eigenartige Formausbildung und werden als Atlas (weil er den Kopf trägt wie der Riese Atlas das Himmelsgewölbe) und Epistropheus (Dreher) bezeichnet. Der Atlas stellt etwa einen Ring vor; sein Wirbelkörper bleibt von den zugehörigen Bögen gesondert und verwächst mit dem Körper des zweiten Wirbels, an dem er den nach vorn vorspringenden Zahnfortsatz bildet; bei jungen Tieren sind die Verwachsungsnähte noch sichtbar (Abb. 93). Die dorsalen Bögen des ersten Wirbels bilden durch Verbindung mit einer ventralen Knochenspange, die vielleicht den ventralen Bögen entspricht, den Ring, und dieser dreht sich um den Zahnfortsatz in der zur Wirbelsäule senkrecht stehenden

Ebene. So erlaubt das Zusammenwirken der beiden Gelenke eine große Beweglichkeit des Schädels bei großer Sicherheit der Verbindung, wie sie ein einzelnes Gelenk mit solcher Bewegungsfreiheit nicht hätte gewähren können.

Je schwerer der Schädel ist, um so kräftiger müssen die Muskeln und Bänder sein, die von ihm zum Atlas und Epistropheus gehen. An diesen bilden sich dann größere Ansatzflächen: beim Atlas sind es die Querfortsätze, beim Epistropheus der Dornfortsatz, die in solchem Falle eine starke Ausbildung erfahren. Sie sind am meisten unter den Säugern bei Raubtieren und manchen Huftieren entwickelt. Nur solche Einrichtungen ermöglichen es dem rasenden Kaffernbüffel, daß er mit den Hörnern ein Pferd in die Luft wirft „als wäre es ein Hund", nur dank solcher Befestigung vermag der Löwe ein Rind im Maule fortzuschleppen oder der Hund mit schüttelndem Ruck dem Hasen das Genick zu brechen. —

An die Wirbelsäule schließt sich das Skelett der vorderen und hinteren Gliedmaßen an, meist durch Vermittlung eines Schulter- und Beckengürtels. Es kann wohl kein Zweifel bestehen, daß die Gliedmaßen der luftatmenden Wirbeltiere den paarigen Flossen der Fische homolog sind. Ihre Ableitung von diesen ist jedoch dunkel, und deshalb sollen die Hypothesen, die darüber erdacht sind, hier übergangen werden. Von den Amphibien aufwärts ist die Zusammensetzung der Gliedmaßen überall in den Grundzügen die gleiche: sie bilden eine gegen das Ende stetig an Breite zunehmende Knochenreihe. Wir finden an der Vordergliedmaße stets einen Oberarmknochen (Humerus), zwei nebeneinander liegende Unterarmknochen (Radius und Ulna), zwei Querreihen von drei und fünf Handwurzelknochen, zwischen die noch ein zentraler Knochen eingeschoben ist (Handwurzel oder Carpus), an diese anschließend eine Reihe von fünf Mittelhandknochen (Metacarpus), an denen die ursprünglich fünf gegliederten Finger ansitzen. Dementsprechend besteht die Hintergliedmaße aus einem Oberschenkel- (Femur) und zwei Unterschenkelknochen (Tibia und Fibula), zwei Querreihen von drei und fünf Fußwurzelknochen (Tarsus), einer Reihe von fünf Mittelfußknochen (Metatarsus) und den fünf gegliederten Zehen. Vorder- und Hintergliedmaßen zeigen also in der Zahl der sie zusammensetzenden Stücke völlig den gleichen Plan; sie sind untereinander gleichwertig, serial homolog. Entsprechend der verschiedenen Verwendung und Beanspruchung der Gliedmaßen gestaltet sich einerseits ihre Verbindung mit dem übrigen Skelett verschieden, anderseits aber wechseln die Längen- und Dickenverhältnisse der einzelnen Knochen einer Gliedmaße bei verschiedenen Tierformen, von extremster Ausbildung bis zu völligem Schwund, und es treten vielfach Verschmelzungen ursprünglich gesonderter Knochen ein, so daß dadurch das ganze Aussehen der betreffenden Tiere in hervorragendem Maße beeinflußt wird. Da die Formen der Gliedmaßen speziell mit der Art der Bewegung in Zusammenhang stehen und bei ähnlich sich bewegenden Tieren meist ähnliche Umbildungen erfahren, so soll erst weiter unten bei der Betrachtung der verschiedenen Bewegungsarten näher darauf eingegangen werden. —

c) Die Haut.

Die Haut, die den Wirbeltierkörper nach außen begrenzt, hat natürlich damit auf die gesamte äußere Erscheinung und auf den Zusammenhalt der Teile einen Einfluß, der um so stärker hervortritt, je kräftiger sie ausgebildet ist. Die Haut der Wirbeltiere besteht, wie bei manchen niederen Tieren, aus einer ektodermalen Epithellage, der Oberhaut oder Epidermis, und einer darunter gelegenen mesodermalen Bindegewebsschicht, der

Lederhaut oder Kutis. Die Epidermis unterscheidet sich von der aller übrigen Tiere dadurch, daß sie aus mehreren bis zahlreichen Zellagen geschichtet ist; nur beim Amphioxus ist sie einschichtig wie bei den Wirbellosen. In den tieferen Lagen sind die Zellen gleichmäßig polyedrisch; nach außen zu flachen sie sich zunehmend ab, und in den oberflächlichsten Schichten sind sie ganz abgeplattet und zugleich in ihrer Beschaffenheit verändert: ihr Inhalt ist nicht mehr plasmatisch, sondern in Hornsubstanz verwandelt. Die oberflächliche Hornschicht ist bei den Wassertieren dünn und besteht bei Fischen und Amphibien nur aus einer einzigen Zellage, bei den Lufttieren dagegen ist sie dicker (Abb. 94). Bei jenen bildet sie einen Schutz für die Epidermis gegen die chemischen Einflüsse des Wassers, bei diesen mehr einen Schutz gegen das Vertrocknen und bewirkt mit zunehmender Dicke auch eine mechanische Festigung. Wo die verschiedenen Lagen der Epidermis schärfer voneinander getrennt sind, wie bei den Lufttieren, kann man von innen nach außen eine Keimschicht (Stratum mucosum), eine Übergangsschicht mit beginnender Veränderung des Zellinhalts (Str. granulosum) und eine Hornschicht (Str. corneum) unterscheiden (Abb. 94 B, *2*, *1'* und *1*). Die obersten Zellagen der Hornschicht werden von Zeit zu Zeit abgestoßen und der Abgang wird ersetzt durch Zellvermehrungen, die in der Keimschicht stattfinden. Bei Embryonen und jungen Larven haben die Zellen der äußersten Lage einen Kutikularsaum nach außen; wenn diese Lage aber abgestoßen ist, tritt ein solcher Saum nicht mehr auf.

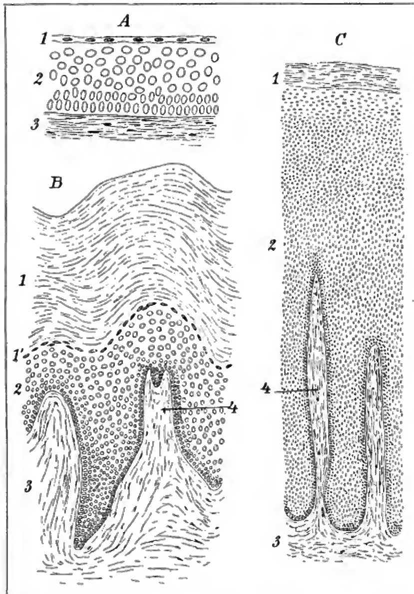


Abb. 94. Haut vom Feuersalamander (*A*), Menschen (*B*) und Seihwal (Balaenoptera borealis Less., *C*) im Querschnitt.
1 Hornschicht, *1'* Übergangsschicht, *2* Keimschicht, *3* Lederhaut (nur in einem kleinen Teil ihrer Dicke gezeichnet), *4* Lederhautpapillen.
A und *B* etwa 100fach, *C* etwa 50fach vergrößert. *C* nach Japha.

Die Epidermis ist der Mutterboden für die Hautdrüsen. Bei den Fischen bilden sich einzelne ihrer Zellen in Schleimzellen um, deren Sekret den Körper überzieht und schützt gegen chemische und mechanische Schädigungen. Bei den Amphibien treten daneben vielzellige Drüsen auf, die bei den Säugern die allein vorkommenden und als Talgdrüsen allgemein verbreitet sind, als Schweißdrüsen aber auch fehlen können. Reptilien und

Vögel besitzen keine diffus verbreiteten Hautdrüsen; nur solche Gebilde wie die Moschusdrüse der Krokodile und mancher Schildkröten und die Bürzeldrüse der Vögel können hierher gerechnet werden.

Die Lederhaut ist bei allen Wirbeltieren gut ausgebildet. Sie besteht aus straffen Lagen fasrigen Bindegewebes, die in der Tiefe in das lockrere, subkutane Bindegewebe übergehen. Sie hat großen Anteil an der Festigung der Körperbedeckung. Da die Oberhaut keine Blutgefäße enthält, so empfängt sie die Stoffe zu ihrer Ernährung aus der Lederhaut, die reichlich mit Blutgefäßen versorgt ist. Je dicker die Epidermis ist, um so mehr Nahrung beansprucht sie. An Stellen, wo die Epidermis eine bedeutende Entwicklung erreicht, erhebt sich daher die Lederhaut gegen sie in hügelförmigen Papillen, so daß die Berührungsfläche beider und damit die Ernährungsfläche für die Epidermis vergrößert wird. Je dicker die Epidermis der Säuger ist, um so dichter und höher sind die Kutispapillen; in die verhältnismäßig sehr mächtige Epidermis der Dickhäuter und Wale, die bei letzteren über 5 mm Dicke erreichen kann, ragen sehr zahlreiche lange fadenförmige Papillen herein (Abb. 94 C).

In der Lederhaut treten bei vielen Wirbeltieren Knochenbildungen auf, die ein mehr oder weniger zusammenhängendes Hautskelett, einen Hautpanzer, bilden können. Je niedriger eine Wirbeltierordnung steht, um so zahlreicher sind in ihr die Arten mit Hautpanzerung. Unter den Fischen fehlen nur wenigen Arten Hartgebilde in der Haut; Amphioxus und die Rundmäuler sowie manche Rochen und Chimären und einige Knochenfische lassen solche vermissen. Knochensubstanz tritt bei den Wirbeltieren überhaupt zuerst im Hautskelett auf: bei den Plagiostomen (den Haien, Rochen usw.), wo das Binnenskelett noch durchaus knorpelig ist, finden sich in der Lederhaut zahlreiche Knochenplättchen, die jedes für einen Hautzahn als Sockel dienen; der Zahn selbst ist in seiner Hauptmasse ebenfalls ein Kutisgebilde und erhält von der Epidermis nur einen Schmelzüberzug. Die großen Knochenplatten in der Haut der Ganoidfische sind wahrscheinlich durch Verschmelzung solcher Sockel unter Rückbildung der Zähnchen entstanden; ihrer geschah schon Erwähnung bei der Besprechung der Knochen des Schädeldaches. Auch manche Knochenfische besitzen einen eigentlichen Hautpanzer, so manche Welse, viele Haftkiefer (Ostracion, Diodon) und die Büschelkiemer (Hippocampus). Von den Knochenplatten in der Haut solcher Fische kann man eine Reihe von Übergängen finden zu den Schuppen der meisten Knochenfische. Bei einem Panzerwels (Loricaria) bestehen die großen Knochenplatten aus echtem Knochen mit Knochenkörperchen, in den kleinen Platten fehlen die Knochenkörperchen; ebenso bestehen die Schuppen des Flughahns (Dactylopterus) nur aus gleichmäßiger Kalksubstanz, und in den Schuppen andrer Knochenfische bildet die verkalkte Masse nur eine dünne Deckschicht auf der bindegewebigen Unterlage des Schuppenplättchens. — Unter den Amphibien besaßen die ausgestorbenen Stegocephalen meist ein wohlausgebildetes Hautskelett aus verknöcherten Schuppen und Stäbchen, das gewöhnlich die Bauchseite, bei manchen auch noch die Rückenseite schützte. Von den noch lebenden Amphibien besitzen die Schleichenlurche in ihrer Haut Reste von Knochenschuppen; den Schwanzlurchen fehlt jedoch ein solcher Schutz und unter den Froschlurchen sind nur wenige, die Knocheneinlagerungen in der Haut besitzen. Weit verbreitet ist der Besitz knöcherner Schuppen, Schilder und Platten bei den Reptilien: bei den Krokodilen sind mächtige Knochenpanzer vorhanden; der Rückenschild der Schildkröten geht aus einer Verbindung von Binnen- und Hautskelett hervor, während ihr Bauchschild eine reine Hautverknöcherung ist. Auch manche Eidechsenartige haben knöcherne Schilder, während bei anderen und bei den

Schlangen die Körperbeschuppung nur aus Kutisbildungen ohne Knocheneinlagerung besteht. Auch die Bauchrippen vieler ausgestorbener Reptilien und der Krokodile und Rhynchocephalen sind Kutisverknöcherungen. Bei den Vögeln fehlt ein Hautskelett völlig. Unter den Säugern sind Knochenbildungen in der Kutis ganz auf die altertümlichen Gürteltiere beschränkt, und bei manchen Walen finden sich Gebilde, die sich als Reste einer Hautpanzerung deuten lassen, deren Vorhandensein bei alttertiären Walen nachgewiesen ist.

Den Übergang vom Wasser- zum Landleben konnten nur solche Tiere ausführen, bei denen die Epidermis einen Schutz gegen das Vertrocknen erhielt. Schon bei den Amphibien erscheint die Hornschicht der Epidermis stärker ausgebildet. Aber sie sind immer noch Feuchtlufttiere; dauernder Aufenthalt in trockener Luft bringt ihnen den Untergang. Dagegen ist bei den Reptilien, Vögeln und Säugern die Hornlage so gut entwickelt, daß sie ein Vertrocknen der Epidermis ausschließt. Sie sind wie die meisten Insekten und Spinnentiere zu Trockenlufttieren geworden. Zugleich erfährt bei diesen Tieren die Epidermis noch reichere Differenzierungen. An der Bildung der Reptilienschuppen ist zwar die Lederhaut noch stark beteiligt; viel geringer ist dagegen ihr Anteil an der Bildung der Federn, und die Haare vollends sind ganz vorwiegend Abkömmlinge der Epidermis, und die Lederhaut hat für sie als Haarpapille nur die ernährende Bedeutung, die ja der Lederhaut gegenüber der Epidermis überhaupt zukommt.

In dem Maße nun, wie die Epidermis für den Körperschutz an Bedeutung gewinnt, tritt die Kutis zurück. Die Verknöcherungen in der Kutis geben die Epidermis Verletzungen und Schädigungen preis; bei hautgepanzerten Landbewohnern, wie vielen Reptilien und den Gürteltieren, bedarf diese daher noch eines besonderen Schutzes durch Hornbildungen. Feder- und Haarkleid aber bieten einerseits einen bedeutenden mechanischen Schutz, andrerseits haben sie den Vorzug, daß sie die freie Beweglichkeit des Körpers nicht behindern, wie das die Knochenplatten eines Hautpanzers oder die mächtigen Hornplatten der Rhinozeroshaut oder selbst die Schuppenpanzer der Reptilien und der Schuppentiere unter den Säugern tun. Gerade für Landtiere mußte auch die Belastung durch den Panzer der Bewegung hinderlich werden im Gegensatz zu den Wasserbewohnern, wo das Wasser am Tragen des Körpergewichts wesentlich mithilft. So sind z. B unter den Schildkröten die wasserbewohnenden Formen durchaus die behenderen und lebhafteren. Das Fehlen solcher Belastung erhöht die Behendigkeit der Feder- und Haartiere in einem solchen Maße, daß demgegenüber die geringere mechanische Festigkeit ihrer Hautbewehrung nicht in Betracht kommt. Dazu kam noch als sehr wichtiges Moment, um dem Feder- und Haarkleid zum Übergewicht zu verhelfen, seine hohe Bedeutung für den Wärmeschutz, die die Entwicklung einer konstanten gesteigerten Körpertemperatur erst möglich machte (vgl. unten bei Kreislauf).

Wo die Haut mit Federn oder Haaren bedeckt ist, bleibt die Epidermis und meist auch die Kutis viel dünner als an nackten Stellen, und die Kutispapillen fehlen zwischen den Federn und Haaren; feder- und haarlose Haut dagegen bleibt dicker und ist reich mit Kutispapillen versehen, so am Hals mancher Vögel und an den Sohlenballen und der Schnauze bei den Säugern. Dementsprechend ist auch die Epidermis sehr dick in jenen Säugerabteilungen, wo wenige oder gar keine Haare vorhanden sind, wie bei den Nashörnern, Elefanten und Walen.

Indem die Keimschicht der Epidermis beständig wuchert, und ihre oberflächlichen Zellen immer wieder zu Hornschüppchen umgewandelt werden, erneuert sich die Horn-

schicht fortwährend; damit wird ein steter Ersatz geschaffen für ihre Abnutzung durch äußere mechanische Einflüsse. Die äußersten Lagen der Hornschicht werden abgestoßen, und zwar periodisch bei den Amphibien und vielen Reptilien in großen Fetzen, bei den Schlangen im Zusammenhange als einheitliche Haut, die als Natternhemd bekannt ist. Bei Vögeln und Säugern geht die Loslösung in einzelnen kleinen Partien fortwährend vor sich. Der periodischen Häutung bei den Reptilien entspricht bei den Vögeln der Federwechsel oder die Mauser. Die Feder ist der Schuppe der Reptilien homolog, gleichsam eine Schuppe mit besonders reichlich ausgebildetem und zerschlissenem Epidermisanteil. Sie wird ebenso angelegt wie die Schuppe, als Vorstülpung der Epidermis

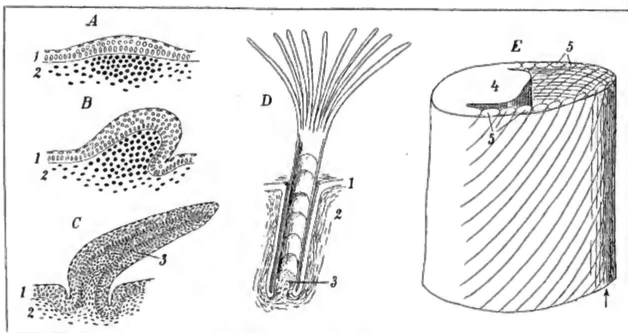


Abb. 95. Schema der Federentwicklung.

A—C Medianschnitte durch verschieden alte Federanlagen; in *C* beginnt die Einsenkung der Anlage in die Haut. *D* Puderdune halbiert. *1* Epidermis, *2* Kutis, *3* Federpapille. *E* zeigt die Differenzierung der epidermalen Röhre bei Entstehung der bleibenden Feder: die Wandung verdickt sich in einer Längslinie zum Schaft *4* und liefert im übrigen die beiden Hälften des Federbartes, dessen Äste *5* mit dem Schaft zusammenhängen. Durch Abstoßen des umhüllenden Oberhäutchens werden die Äste frei und legen sich von der durch den Pfeil bezeichneten Linie aus nach beiden Seiten auseinander.

durch eine Kutispapille, die sich über die Oberfläche erhebt (Abb. 95 A—C). Die so entstandene, von Kutisgewebe erfüllte Epidermisröhre senkt sich mit ihrer Basis in die Haut ein, und durch Differenzierung ihres epidermalen Mantels entsteht zunächst die Dune (Abb. 95 D) und im weiteren Verlauf ihres Wachstums die Feder mit ihren zweiseitig angeordneten Fiedern (Abb. 95 E). Das, was von der Feder über die Oberfläche hervorragt, ist zum größten Teil Produkt der Epidermis; nur die sogenannte Seele im Innern des Schaftes ist eine Bildung der Federpapille. Wenn die Feder fertig ist, zieht sich die Papille aus dem Schaft zurück. Die Erneuerung der Feder geschieht in der Weise, daß ihre Papille neues Leben bekommt und eine junge Feder hervorbringt, die bei ihrem Vorwachsen die alte herausschiebt und zum Abfallen bringt. — Ähnlich sind auch die Vorgänge bei dem Ersatz der Haare, obgleich diese den Federn und Reptilienschuppen nicht ohne weiteres gleichgestellt werden dürfen. Nur die Schuppen, wie sie z. B. am Schwanz der Ratten und Mäuse und bei vielen andern Säugern, in weiterer Ausbildung bei den Schuppentieren vorkommen, sind den Reptilienschuppen homolog zu achten. Dagegen ist die phyletische Herkunft des Haares noch dunkel; seine Ableitung von Hautsinnesorganen der Amphibien, die neuerdings versucht wurde und

vielfach angenommen ist, begegnet doch bedeutenden Schwierigkeiten. Die Haare entstehen aus Epidermisknospen, die in die Kutis hineinwachsen und an ihrem Ende von einer ernährenden Kutispapille eingestülpt werden. Die axialen Zellen des Keims differenzieren sich zum Haar, während die oberflächlichen Zellagen zur Wurzelscheide werden (Abb. 96). Am fertigen Haar atrophiert die Papille; später entsteht durch Zellwucherungen an deren Stelle ein neuer Keim mit neuer Papille, und dieser bringt ein neues Haar hervor, wodurch das alte aus der Wurzelscheide herausgedrängt wird. Nach anderen Angaben sollen auch Nebenkeime, die sich seitlich am Haarkeim bilden, beim Haarwechsel beteiligt sein.

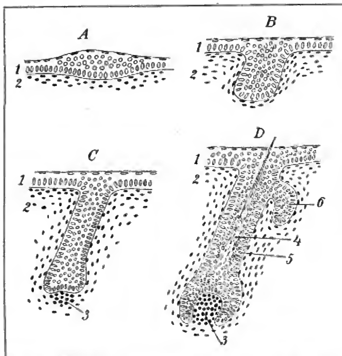


Abb. 96. Schema der Haarentwicklung. Querschnitte durch verschieden alte Haaranlagen. 1 Epidermis, 2 Kutis, 3 Anlage der Haarpapille, 4 junges Haar, 5 Wurzelscheide, 6 Anlage einer Talgdrüse.

Mauser und Haarwechsel finden für jede Art zu bestimmten, periodisch wiederkehrenden Zeiten statt. Die meisten Vögel mausern sich nur einmal im Jahre, und zwar im Herbst. Bei anderen aber sind zwei vollständige Mauserungen mit Sicherheit beobachtet worden, im Herbst und im Frühjahr, je vor dem Zug: so ist es bei den Tauben, dem Kuckuck, dem Mauersegler und unseren Sängern (Sylviinae). Ähnlich verhält sich der Haarwechsel: bei manchen Säugern kennt man nur einen einmaligen Haarwechsel, so beim Schneehasen (Lepus timidus L.); dagegen bekommt das Hermelin zweimal im Jahre, im März und Oktober, ein neues Haarkleid, und das gleiche wird für die europäischen Hirsche angegeben. Bei den Vögeln ist es wohl hauptsächlich die Ersatzbedürftigkeit der abgenutzten Federn, besonders für den Flug, was die Mauser notwendig macht und ihr zeitliches Eintreten beeinflußt. Bei den Säugern dagegen wird durch den Haarwechsel besonders dem verschiedenen Bedürfnis nach Wärmeschutz je nach der Jahreszeit Rechnung getragen.

4. Allgemeine Bemerkungen über die Bewegungen der Metazoën.

Für die Bewegungsleistungen der vielzelligen Tiere kommen die gleichen Mittel in Betracht wie bei den einzelligen, nämlich die amöboide Bewegung, die Flimmerbewegung und die Muskelbewegung. Nur tritt die erstere, welche hüllenlose Einzelzellen voraussetzt, in den Zellverbänden der Metazoën natürlich sehr zurück und kommt hauptsächlich bei der Bewegung von freien Einzelzellen im Körper vor: die Eier mancher niederer Metazoën, der Schwämme und Cölenteraten, können auf diese Weise ihre Stelle im Körper verändern; auch enthält die Leibesflüssigkeit oft freie Zellen, denen noch amöboide Bewegung zukommt, wie die Lymphkörperchen der Wirbeltiere. Bei manchen niederen Metazoën können die Zellen des Darmepithels durch Aussenden von Pseudopodien Nahrungsteilchen aufnehmen. Dagegen liefert diese Bewegungsart nie die treibende Kraft für die Ortsbewegung der vielzelligen Tiere.

In weiterer Verbreitung hat sich die Flimmerbewegung bei den Metazoën erhalten. Neben ihrer Verwendung zur Fortbewegung von Einzelzellen, nämlich der Samenfäden, dient sie besonders häufig bei epithelialer Zellanordnung zur Erzeugung von Wirbeln und Strömungen in Flüssigkeiten, sei es bei Wassertieren zum Herbeistrudeln von Nahrung und Atemwasser, sei es zur Bewegung von exkretorischen und sekretorischen Zellerzeugnissen im Darmkanal, in Drüsen u. dgl. Zur Fortbewegung des ganzen Tieres dient sie nur bei den niedersten Tieren und den Larvenformen mancher höher entwickelter. In ihren meisten Betätigungen wird die Flimmerung bei höheren Metazoën immer mehr zurückgedrängt durch die Muskelbewegung; bei den Wirbeltieren ist sie auf ganz wenige Stellen des Körpers beschränkt, ja im Kreise der Gliederfüßler fehlt sie vollständig.

Dagegen ist die Muskelbewegung, die bei den Protozoën eine so geringe Rolle spielt, bei den vielzelligen Tieren von allerhöchster Bedeutung und gewinnt in der aufsteigenden Tierreihe immer vielfachere Verwendung. Nur den Schwämmen und Dicyemiden fehlt sie; sonst kommt sie überall vor und dient nicht bloß dazu, die Gestalt des Körpers durch Verschiebung seiner Teile gegeneinander zu verändern und damit auch, unter besonderen Bedingungen, das Tier von der Stelle zu bewegen, sondern sie tritt mehr und mehr in den Dienst der Nahrungsaufnahme und -verarbeitung, der Atmung, der Entfernung von Absonderungen aller Art und der Geschlechtsfunktionen.

Die Muskelelemente sind teils Zellen, teils Syncytien, in denen die Fähigkeit der Zusammenziehung auf bestimmte fädige Differrenzierungen, die Muskelfibrillen, beschränkt ist. Ihr Kontraktionsvermögen ist nicht grundsätzlich von dem der Amöben oder der Lymphkörperchen verschieden; auch im Herzen des Hühnchens im Ei zeigen bei Beginn seiner Tätigkeit die Wandzellen noch keinen fibrillären Bau. Bei solchen Zellen aber bewirkt die Zusammenziehung eine Verkürzung nach vielen Richtungen: die kontraktilen Teilchen sind gleichsam in sehr verschiedener Weise orientiert. In den Muskelelementen dagegen finden wir eine fast mathematisch genaue Anordnung aller kontraktilen Protoplasmateilchen in der gleichen Richtung: sie sind zu den Fibrillen zusammengetreten. Dadurch wird die Kontraktionsmöglichkeit zwar auf diese eine Richtung beschränkt; dafür aber wird ihr Erfolg auch besonders groß: eine Muskelzelle des Regenwurms vermag sich um 60% ihrer Ruhelänge, eine Froschmuskelfaser sogar um 72% und mehr zu verkürzen. Der absolute Betrag einer solchen Verkürzung ist natürlich um so bedeutender, je länger das Muskelelement ist; daher sind diese stets von schlanker, langgestreckter Gestalt, meist spindelförmig, bandartig oder zylindrisch.

Wie die fibrilläre Gliederung der kontraktilen Substanz im Muskel für die Richtung der Kontraktion bestimmend ist, so hat sie zugleich noch eine weitere Bedeutung: sie bewirkt, daß die Zugfestigkeit des Muskelelements in der Richtung der Fibrillen bedeutend gesteigert ist. Ohne solch bedeutende Zugfestigkeit wäre es unmöglich, daß der Muskel Lasten hebt und Widerstände überwindet; er müßte zerreißen. Die ungeheure Leistungsfähigkeit der Muskeln in dieser Hinsicht wird also durch die Fibrillenstruktur bedingt.

Neben den Muskelfibrillen bleibt noch eine mehr oder weniger große Menge von Zellprotoplasma in den Muskelelementen unverändert, das sog. Sarkoplasma. Es ist in seiner Anordnung sehr wechselnd und liegt bald mehr nach außen von den Fibrillen, bald wird es von diesen eingehüllt; stets aber enthält es die Zellkerne des Muskelelements. Wir können wohl annehmen, daß es dem lebhaften Stoffwechsel der kontraktilen Elemente als Vermittler dient, die Nährstoffe zuführt, die Verbrauchsstoffe ableitet.

Die Muskelemente sind in morphologischer Beziehung von zweierlei Art: wir können sie als Muskelzellen und Muskelfasern unterscheiden. Die Muskelfasern sind Syncytien, enthalten also zahlreiche Kerne und entstehen, soweit dies beobachtet ist, durch Verschmelzung von mehreren Zellen, während die Muskelzellen einfache Zellen mit einem Kerne sind. Daher sind auch die Muskelfasern stets länger als die Muskelzellen. Während diese in den Blutgefäßwandungen beim Menschen etwa 0,01 mm, in den Muskelhäuten des Darmes 0,1—0,22 mm, in der Magenwand des Salamanders bis 1,1 mm lang sind und beim Regenwurm in der Körperwand sogar eine Länge von 1 cm und mehr erreichen, kennt man beim Menschen Muskelfasern von 12 cm und hat Grund zu der Annahme, daß es noch längere gibt. Außerdem sind die Muskelfasern stets von einer widerstandsfähigen Hülle, dem Sarkolemm, umschlossen, die den Muskelzellen (meist) fehlt.

Muskelzellen sowohl wie Muskelfasern kommen in zweierlei Ausbildung vor: die kontraktilen Fibrillen in ihnen sind entweder ihrer ganzen Länge nach von gleicher Beschaffenheit, sie sind „glatt"; oder es wechseln in kurzen Abständen Strecken von einfach- und doppeltlichtbrechender Substanz miteinander ab, die Fibrillen sind „quergestreift". Die physiologische Bedeutung dieser Querstreifung entzieht sich noch unserer Erkenntnis; wir wissen nur, daß die Leistungen der quergestreiften Muskeln von denen der glatten in vielen Punkten abweichen. Die quergestreiften Muskeln reagieren schnell auf einen zugeführten Reiz, und die Dauer der Zusammenziehung ist gering: die Zuckung des Wadenmuskels vom Frosch dauert etwas länger als 0,1 Sekunde, die mancher Insektenmuskeln nur 0,0033 Sekunden; wenn sie länger in zusammengezogenem Zustande verharren sollen, müssen sich zahlreiche Reize kurz aufeinander folgen; dagegen vergeht beim glatten Muskel viel längere Zeit zwischen Reiz und Kontraktion, z. B. bei der Muskelwand des Froschmagens $1\frac{1}{2}$—10 Sekunden, und die Zusammenziehung erreicht langsam ihren Höhepunkt, um noch langsamer herabzusinken: beim Froschmagen kann die Kontraktion bis zu 120 Sekunden dauern.

Die Muskulatur der Wirbellosen, mit Ausnahme der Gliederfüßler, besteht fast ausschließlich aus Muskelzellen, und zwar meist aus glatten. Querstreifung zeigen die Muskelzellen besonders an Stellen, wo schnelle und kräftige Kontraktionen ausgeübt werden: so finden wir sie bei den Ringmuskeln auf der Unterseite des Schirms der Quallen, dann in den Schließmuskeln der im Wasser flatternden Kamm- und Pfeilmuscheln (Pecten und Lima) (s. u. S. 186), in den Flossen der Flossenschnecken, im Herzen sehr vieler Weichtiere, in der Körpermuskulatur der Pfeilwürmer und bei manchen Rädertierchen, z. B. im Fuße des sich lebhaft fortschnellenden Scaridium longicaudatum Ehrbg., und schließlich im Ruderschwanz der Appendicularien und in der Körperwand der Salpen. Auch bei den Wirbeltieren sind die Muskelzellen meist glatt; sie setzen die sog. unwillkürliche Muskulatur des Darms, der Blutgefäße, der Drüsen usf. zusammen. Aber die Herzmuskulatur, die doch nur eine besonders ausgebildete Blutgefäßmuskulatur ist, besteht aus quergestreiften Muskelzellen, entsprechend ihrer unausgesetzten lebhaften Bewegung, und im Auge der Vögel, das schnell seine Einstellung auf verschiedene Entfernungen wechselt, sind die Akkomodationsmuskeln quergestreift, während sie bei allen übrigen Wirbeltieren aus glatten Zellen bestehen.

Die Muskelfasern sind fast ganz auf die Gliederfüßler und die Skelettmuskulatur der Wirbeltiere beschränkt; nur bei den Rippenquallen kommen ebenfalls welche vor. In den allermeisten Fällen zeigen sie Querstreifung; glatt sind sie nur bei den Rippenquallen und unter den Gliederfüßlern bei Peripatus.

Noch ein zweiter Unterschied wird bei allen Arten von Muskelelementen durch die Menge des zwischen den Fasern vorhandenen Sarkoplasmas bedingt; aber er ist nicht in dem Maße augenfällig wie der eben besprochene. Sarkoplasmareiche Muskulatur findet sich in vielen Fällen an jenen Stellen, wo eine besonders anstrengende Arbeit auf lange Dauer verlangt wird. Kraft und Ausdauer ist bei diesen Muskeln, nach genauen Untersuchungen bei Säugetieren, größer als bei den sarkoplasmaarmen; diese haben dagegen den Vorzug der schnelleren Reaktion und größeren Zusammenziehbarkeit, ermüden aber schneller. Die erhöhte Arbeitsfähigkeit jener Muskeln mag mit der Ernährungsfunktion des Sarkoplasmas, mit dem schnellen Ersatz der Verbrauchsstoffe und dem raschen Entfernen der Stoffwechselprodukte zusammenhängen. So sind die Herzmuskeln in der ganzen Tierreihe sarkoplasmareich; unter den Vögeln haben die besten Flieger im großen Brustmuskel sarkoplasmareiche, die schlechtfliegenden Hühnervögel dagegen vorwiegend sarkoplasmaarme Fasern. In den Skelettmuskeln der Säugetiere kommen beiderlei Fasern in verschiedenem Verhältnis gemischt vor; aber auch hier sind die sarkoplasmareichen Fasern am zahlreichsten in den Muskeln, denen die anhaltendste Tätigkeit obliegt, so beim Menschen im Zwerchfell und in den Augenmuskeln. Am auffälligsten sind die Unterschiede dort, wo die Lokomotion auf Rechnung eines besonders stark beanspruchten Organes geht: so sind die Flossenmuskeln des Seepferdchens überaus reich an Sarkoplasma, während die Körpermuskeln nur wenig davon enthalten (Abb. 97), und ebenso ist es mit den Flügelmuskeln lebhaft fliegender Insekten im Gegensatz etwa zu ihren Beinmuskeln.

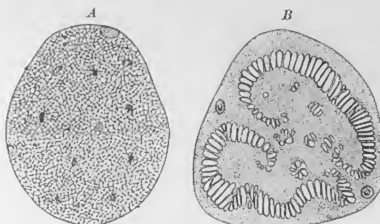


Abb. 97. Querschnitt durch eine Faser der Rumpfmuskulatur (A) und der Flossenmuskulatur (B) vom Seepferdchen (Hippocampus). Das Sarkoplasma ist punktiert. Nach Rollett.

Bei manchen Muskeln besteht eine auffallende Neigung, in der Verkürzung zu beharren, während andre gleich nach der Zusammenziehung wieder erschlaffen; jener andauernde, stetige Verkürzungszustand wird als Tonus bezeichnet. Tonische Zusammenziehungen können bei quergestreiften Muskeln vorkommen, z. B. beim Schließmuskel der Krebsschere, sind aber viel häufiger bei glatten Muskeln. Man denke nur an die oft lange anhaltende Verkürzung der Schließmuskeln bei den Muscheln, die das Öffnen der Schale durch die Elastizität des Schloßbandes verhindert. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die tonische Zusammenziehung ohne beständigen Energieaufwand besteht, daß sie gleichsam nur eine andre Form der Ruhe ist, daß sich also dabei nicht fortwährend jene Vorgänge wiederholen, die zunächst die Verkürzung herbeigeführt haben. Tonus- oder Sperrmuskeln und Bewegungsmuskeln sind nicht qualitativ verschieden, sondern durch viele Übergänge verbunden. Sie kommen aber zuweilen gesondert nebeneinander vor und teilen sich in die Arbeit derart, daß die schnelle Lageveränderung eines Organs durch die Bewegungsmuskeln herbeigeführt, das Verharren in der neuen Lage aber durch die Sperrmuskeln gewährleistet wird. So beschreibt v. Uexküll am Gelenk der Stacheln bei den Seeigeln einen doppelten Muskelmantel: die äußere Schicht bewegt den Stachel, die innere stellt ihn fest und sperrt ihn gegen äußeren Druck und Zug; bringt man den

inneren Muskelmantel zum Zerreißen, ohne den äußeren zu schädigen, so bewegt sich der Stachel wie ein normaler, gibt aber jedem Druck ohne weiteres nach, während der normale Stachel sofort festgestellt wird, wenn er einen Widerstand findet.

Der Muskel antwortet auf einen Reiz mit Verkürzung. Die dadurch hervorgebrachte Wirkung ist verschieden, je nach der Anordnung des Muskels. Der gewöhnliche Erfolg ist, daß sich seine beiden Enden einander nähern und dabei die mit ihnen verbundenen Teile nachziehen. Kontrahiert sich z. B. die dorsoventrale Muskulatur eines Strudelwurms, so wird seine Rückenfläche der Bauchfläche genähert, das Tier wird abgeflacht. Verbindet ein Muskel zwei sonst nicht zusammenhängende Skeletteile, so verschiebt er den einen gegen den andern: auf diese Weise kommt das Vorstrecken des Bienenstachels und das Herausschleudern der Spechtzunge zustande. Zieht sich ein Muskel zusammen, der an zwei durch ein Gelenk verbundene Skeletteile ansetzt, z. B. am Ober- und Unterarm, so ändert sich der Winkel, den diese Teile einschließen: es tritt Beugung oder Streckung des Armes ein, je nachdem der Muskel auf dessen konkaver oder konvexer Seite angebracht ist. Komplizierter werden die Verhältnisse und mannigfacher der Erfolg der Muskelkontraktion, wenn zwischen Ursprungs- und Ansatzstelle des Muskels am Skelett zwei Gelenke liegen: es kann dann der Muskel entweder auf beide Gelenke gleichzeitig wirken, z. B. ein am Becken und Unterschenkel befestigter Muskel streckt das Hüftgelenk und beugt das Knie; oder wenn der Muskel durch die Stellung des einen Gelenkes gespannt wird, erzielt seine Zusammenziehung eine stärkere Bewegung des andern, wie in unserem Beispiel bei Beugung des Hüftgelenks eine stärkere Beugung des Knies möglich wird.

Es können aber auch die beiden Enden des Muskels an unnachgiebigen Punkten befestigt sein. Dann wird die Spannung des zuvor schlaffen Muskels erhöht und die Wölbung, die vorher vorhanden war, mehr abgeflacht oder ganz ausgeglättet, wie bei den Muskeln der Bauchwand bei den Säugern und Vögeln. Ganz ähnlich ist der Erfolg, wenn der Muskel einen Ring bildet, so daß seine beiden Enden sich berühren: dies ist der Fall bei zahlreichen Schließmuskeln röhrenförmiger Organe. Wird durch solche Ringmuskeln ein ganzer Hohlzylinder zusammengesetzt, so bewirkt die gleichzeitige Zusammenziehung einen Druck auf dessen Inhalt, der eine Entleerung, oder bei beiderseitigem Schluß des Zylinders unter Einfluß des Binnendrucks eine Verlängerung des Rohres zur Folge hat; so wirkt die Ringmuskulatur im Hautmuskelschlauch der Würmer, z. B. des Regenwurms. Schreitet aber eine Kontraktionswelle in bestimmter Richtung über das Rohr fort, so kann dadurch eine Flüssigkeit im Rohr fortbewegt werden: so geschieht es vielfach in den Blutgefäßen der Würmer oder im Herzen der Salpen.

Die bisher betrachteten Fälle beziehen sich auf einzelne Muskeln oder Muskelhäute, die aus parallel verlaufenden Elementen zusammengesetzt sind; dabei kann immer nur eine einsinnige Wirkung erzielt werden. Häufig aber sind Muskeln von verschiedener Richtung zu einer Einheit verflochten und damit eine Mannigfaltigkeit der Wirkung erreicht, indem entweder zahlreiche, bzw. alle, oder nur wenige Elemente dieses Komplexes in Tätigkeit treten. Die verschieden gerichteten Muskeln können entweder alle in einer Ebene liegen und sich überkreuzen, wie beispielsweise in den Scheidewänden zwischen den Körpersegmenten der Ringelwürmer; durch ein derartiges Muskelgeflecht kann eine allseitige Verkürzung einer solchen Membran ausgeführt werden. Oder die Muskeln verflechten sich nach verschiedenen Richtungen des Raumes und bilden ein Gerüstwerk, dem eine überaus große Beweglichkeit zukommt: indem seine Bestandteile in wechselnden Kombi-

nationen sich zusammenziehen oder unbewegt bleiben, kann eine solche Muskelmasse sich fast allseitig bewegen. Eine solche Anordnung zeigt die Säugetierzunge: die ungeheure Mannigfaltigkeit der Stellungen, die die Zunge des Menschen beim Sprechen einnimmt, kennzeichnet diese Beweglichkeit; bei manchen Wiederkäuern, z. B. der Giraffe, hat diese einen so hohen Grad erreicht, daß die Zunge geradezu als Greiforgan verwendet wird. Der Elefantenrüssel bietet ein weiteres Beispiel für die Beweglichkeit solcher Muskelgerüste.

Der Betrag der Arbeit, deren ein Muskel fähig ist, steht in geradem Verhältnis zu seiner Masse. So besitzt von zwei gleichgroßen Säugetieren, von denen das eine lebhaft, das andre träge ist, das erstere stets das schwerere Herz (vgl. Kapitel Kreislauf); ja durch stärkere Tätigkeit wird sogar eine Vergrößerung des Herzens hervorgerufen, wie bei Bergsteigern und andren Sportsleuten. Die Arbeit eines Muskels wird ausgedrückt durch das Produkt aus Hubhöhe und gehobener Last. So kann ein Muskel, der 10 Gramm 200 Millimeter hochzuheben vermag, eine Arbeit von 2000 Grammillimetern leisten; die gleiche Arbeit leistet ein andrer Muskel, der eine Last von 20 Gramm 100 Millimeter hoch hebt. Aber die beiden Muskeln werden in ihrem Aussehen verschieden sein. Es ist nämlich die Strecke, um die ein Muskel sich zusammenziehen kann, seiner Länge proportional; die Kraft der Zusammenziehung jedoch ist abhängig von der größeren oder geringeren Dicke des Muskels. Denkt man sich den Muskel zusammengesetzt aus völlig vom einen zum andern Ende durchlaufenden Fasern — was den Tatsachen nicht entspricht —, so könnte man sagen, die Ausdehnung der Bewegung entspricht der Länge, die Kraft der Bewegung dagegen der Anzahl der Fasern. Der erstere Muskel wird also etwa noch einmal so lang sein wie der zweite, dieser dagegen im Mittel noch einmal so dick. Die Länge sowohl wie die Dicke eines Muskels sind also mit den Leistungen gegeben, die er an einer bestimmten Stelle, etwa am Skelett, zu erfüllen hat. Häufig aber sind die beiden festen Punkte, an denen er angreift, weiter voneinander entfernt, als die erforderliche Länge des Muskels beträgt: dann geht der Muskel mit einem Ende in eine Sehne über, die sich bis zu dem Ansatzpunkte ausdehnt. Diese ist viel dünner als der Muskel und besteht aus straffaserigen Bindegewebsbündeln; sie zieht sich nicht aktiv zusammen, sondern dient nur dazu, den Angriffspunkt der Muskeltätigkeit über die eigentliche Länge des Muskels hinaus zu verschieben.

Eine solche Verschiebung der Angriffspunkte kann verschiedene Gründe haben: der Muskel kann durch die Verlängerung eine günstigere Bemessung der Hebelarme, an denen er angreift, erreichen; oder die Verlängerung ergibt sich, bei gleichbleibenden Ansatzpunkten, als notwendige Folge einer Veränderung im Skelettbau, etwa der Verlängerung eines Knochens, die sich im Laufe der Artentwicklung ergeben hat, oder die Lage des Muskels fern von seinem Angriffspunkt kann durch enge Raumverhältnisse an diesem Punkte bedingt sein. An den Zehen der Vögel z. B. findet sich kein einziger fleischiger Muskel, sondern die zahlreichen Zehenbeuger und -strecker greifen nur vermittels ihrer Sehnen an. Die Muskeln selbst entspringen teils am Becken, teils am Ober- und Unterschenkel und teils am Lauf. Daher die schlanke Form der Zehen bei aller Beweglichkeit, daher zugleich die Entbehrlichkeit eines Wärmeschutzes für sie, ohne den die Muskeln bei niederer Temperatur nicht arbeiten können.

Wie das gegenseitige Längenverhältnis von Muskel und Sehne durch die jedesmal geforderten Leistungen bedingt ist, möge ein Beispiel zeigen. Die Tatsache, daß die Neger dünnere Waden, d. h. einen flacheren und längeren Wadenmuskel (Musc. gastro-

cnemius) haben als die Europäer, ohne daß ihre Marschleistungen geringer sind, veranlaßte Marey zu der Überlegung, daß bei ihnen der Wadenmuskel sich auf eine größere Strecke, aber mit geringerer Kraft zusammenziehen müsse, daß er also wohl an einem längeren Hebelarm angreife. In der Tat zeigte die Untersuchung, daß infolge der größeren Länge des Fersenbeins jener Hebelarm, vom Mittelpunkt des Sprunggelenks bis zum Ansatz der Sehne des Wadenmuskels gemessen (Abb. 98), beim Neger im Verhältnis von 7 : 5 länger ist als beim Weißen. Die Spitze des Fersenbeins beschreibt also bei derselben Schrittleistung einen größeren Weg, und der Muskel muß sich dazu stärker verkürzen; aber infolge der Verlängerung des Hebelarmes ist die an ihm angreifende Belastung geringer.

Das Verhältnis in der Länge von Muskel und Sehne reguliert sich durch aktive Anpassung: Marey verkürzte bei einem jungen Kaninchen durch eine Operation das Fersenbein etwa um die Hälfte und ließ das Tier mit einem unverletzten Altersgenossen aufwachsen. Nach einem Jahre wurden beide getötet: bei dem operierten Tiere betrug am Wadenmuskel die Länge des Muskelfleisches etwa ein Drittel (27 : 77 mm), beim normalen dagegen etwa die Hälfte (37 : 73 mm) der ganzen Muskellänge. Die Sehne war also im ersteren Falle, wo infolge des kürzeren Hebelarms nur geringe Verkürzung notwendig war, auf Kosten des Muskelfleisches bedeutend verlängert.

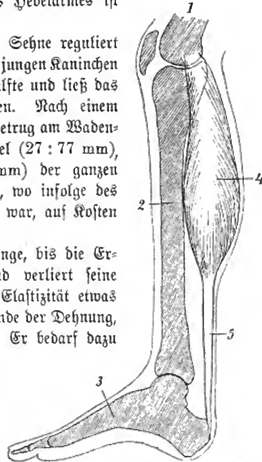


Abb. 98. Schema der Anordnung des Wadenmuskels beim Menschen (rechtes Bein von innen gesehen).
1 Oberschenkelknochen, 2 Schienbein, 3 Fußskelett, 4 innerer „Bauch" des Wadenmuskels, 5 dessen Sehne (Achillessehne).

Der Zustand der Zusammenziehung dauert so lange, bis die Erregung im Muskel aufhört; dann erschlafft er und verliert seine Spannung. Er wird dann zwar durch seine eigene Elastizität etwas länger; aber damit kann er nicht zu dem früheren Zustande der Dehnung, den er vor der Zusammenziehung hatte, zurückkehren. Er bedarf dazu einer Hilfe, einer sogenannten antagonistischen Einwirkung. Die Dehnung kann erfolgen durch die Zusammenziehung eines anderen, entgegengesetzt wirkenden Muskels, der als Antagonist bezeichnet wird: so wirken sich die Armbeuger, die auf der konkaven Seite des Armes angreifen, und die Armstrecker auf der konvexen Seite entgegen, oder die Scherenschließer eines Krebses den Scherenöffnern. Wenn die Ringmuskellage beim Regenwurm durch ihre Zusammenziehung eine Streckung des Wurmes veranlaßt hat, so tritt die Dehnung der Ringmuskeln und die Verkürzung des Körpers durch die Kontraktion der Längsmuskeln ein. So bilden die beiden entgegengesetzt wirkenden Muskeln oder Muskelkomplexe ein zusammengehöriges Paar. Die gegenseitigen Stärkeverhältnisse der Antagonisten sind verschieden und hängen von den Lebensbedingungen des Tieres ab. Beim Regenwurm, für den das schnelle Zurückziehen in sein Loch ein viel wirksameres Schutzmittel ist als lebhaftes Ausstrecken, sind die Längsmuskelschichten viel stärker entwickelt als die Ringmuskulatur; bei der Chamäleonzunge dagegen sind die ausstoßenden Muskeln viel stärker als die Rückzieher; beim Vogelflügel, dessen Niederschlag den Vogel in der Luft trägt und vorwärts treibt, übertreffen die Senker die Heber um vieles (9 bis über 50 mal) an Stärke. In vielen Fällen wirkt bei einer Leistung, die scheinbar nur einem Muskel zuzuschreiben ist, zugleich sein Antagonist mit, indem er durch leichten Wider-

stand einen größeren Kraftaufwand jenes Muskels ermöglicht und so eine erhöhte Ruhe, Sicherheit und Modulationsfähigkeit der Bewegung herbeiführt.

Die Dehnung eines Muskels bei seiner Erschlaffung kann aber auch durch andre antagonistische Mittel als Muskelzug bewirkt werden: nämlich durch elastische Gegenwirkung. So wird der Vorticellenstiel, wenn er durch Verkürzung des Myophanfadens spiralig zusammengerollt war (vgl. oben S. 118), nach dem Nachlassen der Kontraktion durch die Elastizität seiner Wandung wieder gestreckt und der Muskel wieder in kontraktionsfähigen Zustand versetzt. Die Schalenschließer der Muscheln haben keinen antagonistischen Muskel; die Muschelschalen klaffen beim Nachlassen der Kontraktion infolge der Elastizität des Schloßbandes, das die Schalen auseinander drängt und die Schließmuskeln streckt. Die Ringmuskeln der Salpen werden nach der Kontraktion durch Elastizität des Zellulosemantels wieder gestreckt. Bei den Säugetieren dehnt sich das bei der Einatmung angespannte Zwerchfell wieder aus, indem nach dem Nachlassen der Kontraktion die Luft aus den Lungen durch elastische Zusammenziehung derselben entfernt und so im Brustkorb ein luftverdünnter Raum erzeugt wird, der das Zwerchfell gleichsam ansaugt und damit wieder wölbt. Bei den Spulwürmern ist nur Längsmuskulatur vorhanden, die also den Körper verkürzt; als Antagonist wirkt die Körperkutikula, die durch die pralle Füllung des Leibesraums mit Flüssigkeit in Spannung ist.

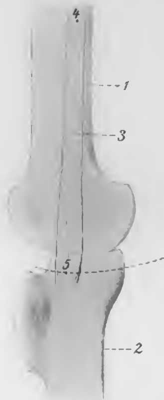


Abb. 99. Einschnappvorrichtung am Intertarsalgelenk des (rechten) Beines beim Storch.

1 Unterschenkel, 2 Lauf, 3 elastisches Band, 4 und 5 dessen Ansätze an den beiden Knochen. Der mit dem Abstand 4—5 um 4 geschlagene Kreisbogen nähert sich zunächst der Gelenkfläche und entfernt sich dann wieder von ihr; das zeigt, daß eine Drehung des Laufes im Gelenk nur unter Dehnung des Bandes geschehen kann, die nach Überwindung einer bestimmten Stellung wieder nachläßt.

Die vollständige, pralle Füllung von Hohlräumen mit Flüssigkeit, der **Turgor**, ist gerade wegen der Antagonistik ein wichtiges Moment für manche Bewegungen. Hierdurch wird bei vielen skelettlosen Tieren und Körperteilen erst die Festigkeit und Elastizität hergestellt, ohne die ein Eingreifen der Muskeltätigkeit gar nicht von Wirkung begleitet ist. Wenn man einen lebenden Regenwurm mit einem solchen vergleicht, der durch narkotische Mittel oder verdünnten Alkohol abgetötet ist, so fällt ohne weiteres der Unterschied in der Prallheit des Körpers auf: es besitzen hier beim lebenden Tier die Muskeln eine gewisse konstante Spannung, einen Tonus, durch den bewirkt wird, daß die Leibeshöhlenflüssigkeit unter einem gewissen Drucke steht, daß also ein Turgor besteht; mit dem Tode des Tieres hört mit dem Nachlassen dieser Spannung auch der Turgor auf. Ebenso ist es bei den Weichtieren: ein toter Tintenfisch ist eine gallertige Masse, seine Arme schlaffe Stränge, während das lebendige Tier mit seinen prall angespannten elastischen Armen zu kraftvollen Bewegungen fähig ist. Die Ambulakralfüßchen der Stachelhäuter sind röhrenartige Ausstülpungen flüssigkeithaltender Kanäle und bedürfen der Schwellung durch eingepreßte Flüssigkeit, um sich bewegen zu können; es ist dazu am Grunde jedes Füßchens eine kontraktile, mit Flüssigkeit gefüllte Blase (Ampulle) vorhanden. Ebenso muß der Fuß der Muscheln den nötigen Turgor erhalten, ehe er die kräftigen Bewegungen ausführen kann, die wir von ihm kennen; dies geschieht hier dadurch, daß Blut in den Fuß hineingetrieben und durch Klappenvorrichtungen am

Zurückweichen verhindert wird. In solchem Zustande kann z. B. der Fuß der Herzmuschel diese durch lebhafte Kontraktion durch das Wasser schnellen. Beim Zurückziehen des Fußes wird das Blut, das bei unseren Teich- und Flußmuscheln (Anodonta und Unio) etwa die Hälfte des Körpergewichts beträgt, zurückgepreßt und in weiten Räumen, besonders des Mantels, aufgespeichert.

Versuche zeigen, daß längeres Verharren im kontrahierten Zustand, sogenannte Dauerzusammenziehung (Tetanus), bei den quergestreiften Muskelfasern einen verhältnismäßig großen Aufwand von Energie erfordert und zu baldiger Ermüdung führt. Daher begegnen wir vielfach Einrichtungen, die es gestatten, bestimmte Skeletteile andauernd in einer gegenseitigen Lage festzuhalten, auch wenn die Muskelkontraktion nachgelassen hat, durch die sie in diese Lage gebracht wurden. Es sind das Einschnapp- oder Sperrvorrichtungen. Eine solche Einschnappvorrichtung befindet sich z. B. am Beine der Stelzvögel, etwa des Storches, und gestattet ihnen, Unterschenkel und Lauf gegeneinander festzustellen, so daß sie auf einem Beine ruhend schlafen, ohne zu dessen Streckung ihre Muskeln anzustrengen. Wenn man ein Storchbein durch Beugung des Gelenkes zwischen jenen Knochen, des Intertarsalgelenkes, aus dem gestreckten in den gebeugten Zustand überführen will, so muß man zunächst einen Widerstand überwinden; dann gleitet plötzlich der Lauf von selbst in die Beugelage weiter. Die Ursache dieses Einschnappens ist leicht zu erkennen (Abb. 99): an der Außenseite des Intertarsalgelenkes befindet sich ein straff gespanntes elastisches Band, das am Unterschenkel in einiger Entfernung vom Gelenk, am Lauf nahe unter demselben befestigt ist. Der Gelenkkopf des Unterschenkels hat nun eine elliptische Oberfläche derart, daß sich bei der Bewegung des Gelenkes aus der Streck- in die Beugelage der Abstand zwischen den beiden Befestigungspunkten des Bandes zunächst vergrößern muß, das Band also noch stärker gespannt wird; es wird daher der Beugung Widerstand entgegensetzen, zu dessen Überwindung ein Muskelzug notwendig ist; ohne solchen hält das Band die beiden Knochen in der Streckstellung fest.



Abb. 100. Sperrvorrichtung an den Flossenstacheln des Heringskönigs (Zeus faber L.). 1 Zacken des zweiten Flossenstachels, der in eine Grube des dritten paßt.

Durch Sperrvorrichtungen verschiedener Art werden auch bei vielen Fischen die Stacheln, besonders am Vorderrande der Rückenflosse in aufgerichtetem Zustande gehalten, so beim Stichling, bei Triacanthus und bei dem Heringskönig (Zeus faber L.). Der Stichlingsstachel läuft an seiner Basis in zwei säbelartig nach hinten gekrümmte Fortsätze aus, die in Scheiden verlaufen; ein Druck gegen seine Spitze vermag ihn daher nicht umzulegen, er scheitert am Widerstand der Scheiden; schiebt man aber an der Basis des Stachels eine Nadel in den Raum zwischen jene Fortsätze und dreht sie dadurch in ihren Scheiden wie einen krummen Säbel, so kann man den Stachel umlegen. — Bei der Aufrichtung des Rückenstachels von Triacanthus wird ein kleines Knöchelchen, das mit dem Stachel durch ein Band verbunden ist, automatisch unter seine Basis geschoben; das Umlegen des Stachels wird dadurch in gleicher Weise verhindert, wie ein Fensterflügel

durch ein eingeklemmtes Holzstück offen gehalten wird; der Stachel kann nur niedergelegt werden, wenn das Sperrknöchelchen zurückgezogen wird, was beim lebenden Tier durch ein besonderes Muskelchen geschieht. — Beim Heringskönig (Abb. 100) endlich entspringt hinten an der Basis des zweiten Rückenflossenstachels ein Zacken (*1*), der in eine Grube an der Vorderfläche des dritten Stachels eingreift und den Stachel so in seiner aufrechten Stellung festhält; ein Umlegen des Stachels ist nur möglich, wenn zuvor durch leichtes Vorwärtsziehen desselben und Rückbiegen des dritten Stachels der Zacken aus der Grube herausgezogen ist. Durch die Flossenhaut werden aber auch alle übrigen Flossenstacheln aufrecht gehalten, solange der zweite gestellt ist.

Eine Sperrvorrichtung durchaus andrer Art hat Schaffer an den Zehen der Vögel entdeckt, wo sie in weiter Verbreitung vorkommt. Es ist bekannt, daß sich die Zehen eines toten Vogels zusammenkrallen, wenn man ihm das Knie beugt. Das kommt daher, daß die Sehne eines am Becken entspringenden Zehenbeugers (Musc. ambiens) so über die Vorderfläche des Kniegelenkes geht, daß sie durch dessen Krümmung gespannt wird. Wenn also ein Vogel aufsitzt und dabei in Hockstellung übergeht, krümmen sich seine Zehen von selbst, und durch die Zusammenziehung der übrigen Zehenbeuger wird der Griff gefestigt. Die Sehne des tiefen Beugemuskels (M. flexor profundus) trägt nun auf ihrer unteren, der Sohle zugekehrten Seite einen eigentümlichen Knorpelüberzug mit raspelartig gerauhter Oberfläche; die gegenüberliegende Wand der Scheide, in der die Sehne gleitet, trägt an mehreren Zehengliedern in bestimmten Abständen zahnartige, nach dem Zehenursprung zu geneigte Rippen, sogenannte Sperrschneiden (Ab. 101 A u. B). Wenn sich der Vogel auf einen Zweig niederläßt, werden die Sperrschneiden der Sehnenscheide durch das Gewicht des Vogels gegen die gezahnte Sehnenfläche und mit dieser gegen die knöcherne Achse des Zehengliedes gepreßt: die Schneiden greifen in die Rauhigkeiten ein, und diese Verzahnung hindert ein Zurückweichen der Sehne, solange der Gegendruck des Zweiges dauert. Diese Vorrichtung wirkt völlig automatisch und hält den Vogel ohne Muskelanstrengung auf dem Zweige fest.

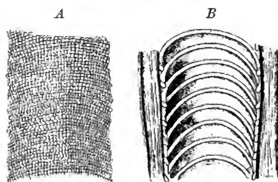


Abb. 101. Zehengesperre des Sperlings.
A Teil der Unterseite der Sehne des tiefen Zehenbeugers, *B* Stück der Sehnenscheide der genannten Sehne mit Sperrschneiden. Vergr. etwa 40fach. Nach Schaffer.

Eine interessante Sperrung findet sich nach Doflein an den Händen der Baumaffen (Semnopithecus, Colobus, Cercopithecus, Ateles). Beim Ergreifen eines Astes übt der „Druck desselben gegen die Fingerknochen einen Zug auf eine eigenartig angebrachte Sehne aus, so daß die Fingerglieder sich automatisch umbiegen, sich in einen Haken umwandeln, an dem sich das Tier aufhängen kann". So kann es vorkommen, daß geschossene Affen mit den Händen an einem Ast hängenbleiben, ohne herunterzufallen.

Eine besondere Art der Bewegung erfordert wegen ihrer Bedeutung für die Lebensführung der Tiere sowie wegen der mannigfachen und engen Beziehungen, die sie stets zu deren Formbildung hat, unsere besondere Aufmerksamkeit: es ist die Ortsbewegung oder Lokomotion. Es gibt kein Tier, dem nicht mindestens in seinen Jugendzuständen die Fähigkeit der Ortsbewegung zukäme.

Wenn die Bewegungen eines Tierkörpers oder seiner Teile sich so umsetzen sollen, daß es zu einer Verschiebung des Tieres gegenüber seiner Umgebung kommt, so müssen sie Widerstände finden, durch deren Gegenwirkung einerseits der Körper aus seiner Lage verschoben und andrerseits die einer solchen Verschiebung entgegenstehenden Reibungswiderstände überwunden werden. Deshalb gestaltet sich die Ortsbewegung in ihren Grundbedingungen verschieden, je nachdem sich das Tier inmitten eines einheitlichen Mediums oder auf der Grenze zweier verschiedener Medien bewegt: die Bewegungen im Boden oder im Wasser oder in der Luft sind anders, als die auf der Grenze zwischen Wasser und festem Untergrund oder zwischen Luft und festem Untergrund, oder auf der Grenze von Luft und Wasser. Luft setzt der Verschiebung des Körpers den geringsten, Wasser einen größeren, der feste Boden einen oft gar nicht zu überwindenden Widerstand entgegen; aber Luft bietet auch die geringsten Stützpunkte und Widerstände für das Fortschieben des Körpers, während diese im Wasser größer, auf dem festen Lande am größten sind. So hat jede dieser Bewegungen ihre Vorteile und ihre Nachteile: die Bewegung in der Luft erlaubt die größten Geschwindigkeiten, aber verlangt die bedeutendsten Muskelleistungen; die Bewegung im Wasser gestattet die andauerndsten Bewegungen bei geringster Anstrengung, fördert aber bei weitem weniger; die Bewegung auf festem Boden in Luft oder Wasser verlangt einen großen Aufwand von Kraft, um die Reibung am Boden zu verringern, während die sonstigen Hemmnisse gering sind. Sie steht aber zugleich der freien Bewegung in Wasser und Luft darin weit nach, daß sie nur in den zwei Richtungen einer Fläche stattfindet, während jenen die drei Richtungen des Raumes offen stehen.

5. Die Bedingungen des passiven Schwebens im Wasser und in der Luft.

Zuerst mögen die Bewegungen im Wasser betrachtet werden. Denn hier ist die Urheimat der Lebewesen zu suchen, und wir finden daher die niedrigsten Organismen und zugleich die ursprünglichsten Bewegungsarten gerade hier. Sind doch von den sieben großen Tierstämmen gerade die vier am wenigsten hoch organisierten, die Urtiere, Hohltiere, Würmer und Stachelhäuter, in ihrem Vorkommen ganz oder doch fast ganz auf das Wasser beschränkt, und von den drei anderen lebt je ein beträchtlicher Teil im Wasser, von den Weichtieren wohl die Hälfte, von den Arthropoden besonders die Krebse, und von den Wirbeltieren in der Hauptsache die Fische und ein Teil der Amphibien.

Zunächst müssen wir auf die statischen Verhältnisse im Wasser einen Blick werfen. Verschiedenartige Körper verhalten sich im Wasser ungleich, je nach ihren Eigentümlichkeiten: entweder sinken sie zu Boden oder sie schwimmen so, daß ein Teil von ihnen über die Wasseroberfläche heraussieht. Der Körper sinkt, wenn sein Gewicht größer ist als das der Wassermenge, die er beim völligen Eintauchen verdrängt, d. h. wenn er ein Übergewicht hat; er schwimmt an der Oberfläche, wenn sein Gewicht kleiner ist als das jener Wassermenge, und zwar taucht er so tief ein, daß das Gewicht der dabei verdrängten Wassermenge seinem Gewicht gleich ist. Wiegt ein Körper genau so viel als die Wassermenge, die er verdrängt, so sinkt er weder, noch schwimmt er oben, sondern er schwebt im Wasser, so daß er an jeder Stelle des Wassers im Gleichgewicht ist. Nun ist aber das Wasser verschieden schwer, je nach seiner Temperatur und vor allem je nach der Menge der Salze, die darin gelöst sind. Während 1 Liter reinen Wassers ein Gewicht von 1 kg hat, wiegt 1 Liter Meerwasser mit 3,5% Salzgehalt bei 0° C 29 g, bei

15° C 26 g mehr, und das Wasser von stark verdunstenden Salzseen der Steppen kann ein noch bedeutend höheres Gewicht erreichen. Ein Körper, der im Flußwasser von 0,02% Salzgehalt eben untersinkt, kann also im Meerwasser oben schwimmen.

Die Geschwindigkeit, mit der ein Körper im Wasser sinkt, ist um so größer, je bedeutender sein Übergewicht ist; aber sie hängt noch von anderen Bedingungen ab. Läßt man eine Eisenkugel und ein Stück Eisenblech von gleichem Gewicht im Wasser untersinken, wobei man letzteres mit der Fläche parallel zur Wasseroberfläche eintaucht, so sinkt die Kugel schneller. Körper von gleichem Gewicht und gleichem Übergewicht erfahren also beim Sinken verschieden starke Hemmungen, je nach ihrer Gestalt; sie müssen dabei die Wasserteilchen verdrängen, an deren Stelle sie treten, und zwar sind das je nach der Gestalt des sinkenden Körpers verschieden viele, und der Weg, den sie zurücklegen müssen, ist verschieden groß. Je größer die Summe der von den verdrängten Wasserteilchen zurückgelegten Wege ist, um so größer ist der Widerstand, den ein sinkender Körper findet, um so geringer seine Sinkgeschwindigkeit. Die Größe dieses Widerstandes hängt also von der Form des Körpers ab, wir können ihn Formwiderstand nennen, und zwar wird dieser um so größer sein, je größer die Projektion des Körpers auf die Horizontalebene ist, die wir als seine „Unterfläche" bezeichnen wollen.

Die verdrängten Wasserteilchen erfahren nun bei ihrer Bewegung Reibungswiderstände: zunächst an der Oberfläche des Körpers — aber da an dieser durch Adhäsion eine Schicht von Wasserteilchen haftet und so der Körper gleichsam von einer Wasserhülle umgeben ist, so kommt nur die Reibung der Wasserteilchen aneinander in Betracht. Diese innere Reibung ist bei verschiedenen Flüssigkeiten ungleich groß, so auch bei Wasser von ungleicher Beschaffenheit. Sie vermindert sich im Wasser bei zunehmender Temperatur: setzt man sie für Wasser von 0° = 100, so beträgt ihre Abnahme für die ersten 30—40° auf einen Grad je 2—3%, so daß sie für Wasser von 25° nur halb so groß ist als für solches von 0°. Mit zunehmendem Salzgehalt steigt die innere Reibung. Sie steht aber durchaus nicht in Abhängigkeit von der Dichte einer Flüssigkeit, wie folgender Versuch zeigt: wenn man eine gleiche Menge fein geschlämmter Kreide in gleichgroßen Gläsern, deren eines Öl, das andere Wasser, das dritte eine starke Zuckerlösung enthält, verteilt und die Gläser, nachdem die Masse sich zu Boden gesetzt hat, gleichzeitig umdreht, so daß die Kreide wiederum in der Flüssigkeit sinken muß, so geht das Sinken im Wasser schneller als in der Zuckerlösung, und in dieser wiederum schneller als im Öl, obgleich dieses weniger dicht ist als die beiden anderen. Öl hat eben die größte innere Reibung. So hängt also die Sinkgeschwindigkeit eines Körpers auch von der inneren Reibung der betreffenden Flüssigkeit ab.

Die Sinkgeschwindigkeit im Wasser ist also direkt proportional dem Übergewicht des sinkenden Körpers über ein gleiches Wasservolumen, und umgekehrt proportional dem Formwiderstand des Körpers und der inneren Reibung des Wassers. Man kann das in folgende Formel fassen: $\text{Sinkgeschwindigkeit} = \frac{\text{Übergewicht}}{\text{Formwiderstand} \times \text{innere Reibung}}$. Wenn dieser Quotient größer als Null ist, so sinkt der Körper zu Boden, ist er gleich Null, so schwebt der Körper im Wasser; wird der Quotient kleiner als Null, so hat der Körper Auftrieb, er steigt wieder auf, wenn er eingetaucht wird, und schwimmt auf der Oberfläche.

Aus dieser Formel kann man die Bedingungen entnehmen, unter denen ein Lebewesen im Wasser schweben oder doch seine Sinkgeschwindigkeit so weit verringern kann, daß es nur geringer Anstrengungen bedarf, um sich schwebend zu erhalten. Die lebende

Substanz ist schwerer als Wasser; trotzdem werden vielfach Lebewesen im Wasser schwebend gefunden: die ganze Masse der Planktonorganismen schwebt im Wasser, manche ganz ohne sich zu regen, andre mit Hilfe leichter Bewegungen. In demselben Wasser, wo also die innere Reibung gleich groß ist, wird ein Lebewesen um so leichter schweben, je geringer sein Übergewicht und je größer sein Formwiderstand ist.

Eine Verminderung des Übergewichts kommt dadurch zustande, daß ein quellbarer Körper reichlich Wasser aus der Umgebung aufnimmt; denn er verdrängt dann eine entsprechend größere Wassermenge, und sein Übergewicht verteilt sich auf ein größeres Volumen. Das ist die Bedeutung der riesigen Wassermengen, die in der Gallertsubstanz so vieler pelagisch lebender Meeresbewohner enthalten sind: so haben manche Radiolarien (die Thalassicollen und die koloniebildenden Formen) einen Gallertmantel; bei den Quallen, Siphonophoren und Rippenquallen und bei den Schwimmschnecken (Heteropoden) haben

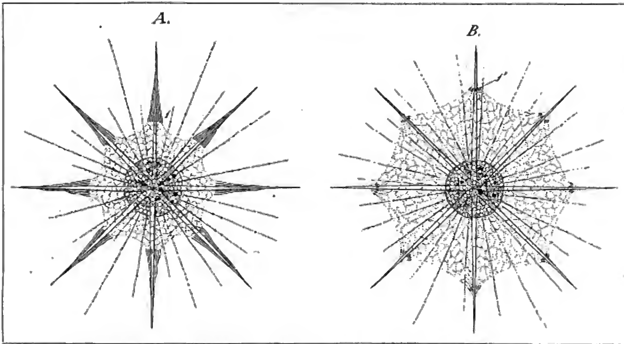


Abb. 102. Acanthonia tetracopa J. Müll., ein Radiolar.
A mit eingezogenem, *B* mit ausgespanntem Gallertmantel. *1* erschlaffte, *1'* kontrahierte Myophanfäden. Nach Schewiakoff.

wir außerordentlich wasserreiches Bindegewebe. Im Süßwasser finden wir ähnliches bei dem Krebschen Holopedium gibberum Zadd. mit seiner Gallerthülle (Abb. 103, B). Unter diesem Gesichtspunkte wird uns verständlich, daß die Ohrenqualle (Aurelia aurita L.) in der Ostsee mehr Wasser enthält als in der Adria (97,9% gegen 95,3—95,7%), weil das Wasser der Ostsee leichter ist, der gleiche Körper dort also ein größeres Übergewicht hat. Mit der Vergrößerung des Tieres, die durch solchen Wasserreichtum bewirkt wird, erhöht sich zugleich auch der Formwiderstand, den es erfährt.

Bei allen diesen Tieren ist jedoch die Menge des in ihrer Gallerte enthaltenen Wassers beständig und kann nicht vermehrt oder vermindert werden. Bei einer Gruppe der Radiolarien jedoch, den Acanthometriden, ist eine Einrichtung vorhanden, die es gestattet, das Volumen durch Wasseraufnahme zu vergrößern und wieder zu verringern. Ihr Skelett besteht aus 20 im Zentrum verbundenen Stacheln. An das Ende jedes Stachels setzt sich unter Vermittlung ektoplasmatischer Bänder ein Kranz von Myophanfäden an (Abb. 102); durch deren Zusammenziehung wird das ektoplasmatische Maschenwerk angespannt und damit der Gallertmantel des Radiolars, der von jenem nach allen

Seiten durchzogen wird, ausgedehnt: er kann diesem Zug nur folgen unter Wasseraufnahme. Läßt die Kontraktion der Myophanfäden nach, so zieht sich das ektoplasmatische Maschenwerk zurück, und der Gallertmantel folgt, wobei das aufgenommene Wasser wieder ausgepreßt wird. In dieser Weise kann das Übergewicht auf äußere Reize hin vermindert oder vermehrt werden, je nach Kontraktion oder Erschlaffung der Myophanfäden.

Eine andre Art, das Übergewicht im Wasser zu verringern, finden wir besonders bei der Mehrzahl der Radiolarien: sie enthalten in dem äußeren schaumigen Protoplasma ihres Zellkörpers eine Menge von kleinsten Bläschen, die mit einer wäßrigen Lösung gefüllt sind. Diese ist leichter als das Meerwasser; aber ein Ausgleich des Dichtigkeitsunterschiedes durch Diffusion ist dadurch verhindert, daß sie mit dem Meerwasser äquimolekular ist, so daß Diffusionsströmungen nicht auftreten. Diese Einrichtung hat den Vorteil, daß durch die Entleerung einer Anzahl der Bläschen nach außen das Gewicht des Gesamtkörpers reguliert werden kann, ohne daß dadurch besondre Substanzverluste entstehen. Auf solche Weise können die Radiolarien auf einen Reiz hin im Wasser sinken. Ähnlich scheint bei Beroë unter den Rippenquallen durch Gehalt der Gallerte an weniger dichten Salzlösungen das Übergewicht vermindert und so das Schwimmen unterstützt zu sein.

Weit wirksamer für die Verringerung des Übergewichts sind größere oder geringere Mengen von Fett oder Öl, die sich in den Geweben von Lebewesen finden. Manche frei im Meere treibende Fischeier schließen einen großen, oft lebhaft orangerot gefärbten Öltropfen ein, der ihre Schwebefähigkeit bedingt. Bei vielen kleinen Krebschen und Krebslarven in der Schwebefauna des Süßwassers und Meeres finden wir reichlich Fetttropfen im Bindegewebe, die ihnen oft lebhafte Färbungen verleihen. Fettansammlungen sind es auch, wodurch den großen Wassersäugern, den Walen und Robben, ein so andauerndes Schwimmen im Wasser ermöglicht wird.

Ein Mittel, das sehr häufig zur Verminderung des Übergewichts dient, ist das Vorhandensein von Gasen im Tierkörper, und zwar ist, wegen der großen Leichtigkeit der Gase im Vergleich mit Wasser, dieses Mittel sehr wirksam. Bei vielen Siphonophoren treffen wir Gasbehälter, die den Tierstock so erleichtern, daß er an der Oberfläche des Wassers dahintreibt, wie Forskalia, Physophora (Abb. 14, S. 36) und vor allem die Segelqualle Velella. An einem kleinen beschalten Protozoon, Arcella (vgl. Tafel 7), beobachtet man, daß sich zuweilen in seiner Schale Gasbläschen bilden und es dann vom Grunde des Wassers an die Oberfläche emporgehoben wird. Die Lungenschnecken des süßen Wassers können die in ihrer Atemhöhle enthaltene Luft durch Muskeldruck auf ein geringeres Volumen zusammenpressen und vermehren damit ihr Übergewicht durch Verminderung ihrer Wasserverdrängung, was zur Folge hat, daß sie zu Boden sinken; lassen sie jedoch mit dem Druck nach, so dehnt sich die Luft aus, die verdrängte Wassermenge nimmt zu, und damit wird das Übergewicht vernichtet: so werden sie an die Oberfläche gehoben. Besonders bei Physa, einer kleinen Schlammschnecke unserer Rinnsale und Sümpfe, kann man das oft beobachten. Teichschnecken (Limnaea), die ihre Atemhöhle am Wasserspiegel mit Luft gefüllt haben, sind leichter als Wasser und können daher, dank der Oberflächenspannung des Wassers, am Wasserspiegel entlang kriechen. Stößt man sie ab, so sinken sie nicht zu Boden, sondern steigen von selbst wieder empor; sie können sich aber durch Kompression der Luft in der Atemhöhle sinken lassen. Mindert man aber bei einer am Wasserspiegel kriechenden Schnecke die Luftmasse durch Entfernen des Luftbläschens am

Atemloch, so sinkt sie unter und kann sich nicht mehr auftreiben lassen, sondern muß erst an einer festen Unterlage in die Höhe kriechen, um die Atemhöhle wieder zu füllen. So sinken die Insekten dank der Luftmenge in ihren Tracheen, die meisten lungenatmenden Wirbeltiere infolge ihrer luftgefüllten Lungen im Wasser nicht unter. Bei den Vögeln wird durch die große Masse Luft, die nicht nur in den Lungen und Luftsäcken, sondern auch zwischen dem Gefieder enthalten ist, eine solche Verminderung des Gewichts, dem Wasser gegenüber, bewirkt, daß auch Vögel, die nicht Schwimmvögel sind, im Wasser nur sehr wenig eintauchen. Gaetke beobachtete, daß Zugvögel (Drosseln, Ammern, Finken), die vom Fliegen erschöpft waren, sich beim Flug über das Meer auf das Wasser niederließen, um auszuruhen, und nach einiger Zeit munter weiter flogen, und von den Tauben am oberen Nil wird berichtet, daß sie an Stellen, wo sie wegen der Steilheit des Ufers ihren Durst vom Lande aus nicht löschen können, sich auf das Wasser setzen und auf dessen Oberfläche treibend trinken.

Eine ganz besondere Rolle spielt bei den Fischen die Verringerung des Übergewichts durch einen Luftvorrat im Körper. Bei Goldfischen oder Karpfen kann man leicht beobachten, daß sie, ohne die leiseste Bewegung zu machen, an einer Stelle im Wasser stehen und weder steigen noch sinken. Sie haben ihr Übergewicht so weit vermindert, daß ihre Sinkgeschwindigkeit gleich Null ist. Die Einrichtung, die das ermöglicht, ist die Schwimmblase. Nicht alle Fische besitzen eine Schwimmblase: sie fehlt den Rundmäulern, allen Selachiern und unter den Knochenfischen z. B. den Makrelen, vor allem aber vielen Grundbewohnern, die, auf dem Boden des Gewässers ruhend, auf Beute lauern, so den Schollen, den Himmelsguckern, Seeschmetterlingen und Petermännchen (Uranoscopus, Blennius, Trachinus), unter unseren Süßwasserfischen dem Kreßling (Gobio gobio L.) und manchen anderen. Diese können dann nur auf dem Boden liegend ruhen, und zum Schwimmen brauchen sie weit mehr Kraft als andere Fische, weil sie außer dem Widerstande, den das Wasser der Vorwärtsbewegung entgegensetzt, auch noch die herabziehende Wirkung der Schwerkraft überwinden müssen.

Die Schwimmblase der Fische ist eine Ausstülpung des Vorderdarmes, die bei den Stören durch einen ziemlich weiten, bei manchen Knochenfischen, den Physostomen, durch einen engen Luftgang mit dem Schlunde verbunden bleibt; bei anderen Knochenfischen verschwindet diese beim Embryo vorhandene Verbindung, ihre Schwimmblase besitzt also keinen Luftgang (Physoklisten). Mindestens bei den letzteren also muß das in der Schwimmblase enthaltene Gas ein Ausscheidungsprodukt des Körpers, d. h. der Blasenwand sein, und daß sie dies auch bei den anderen mindestens teilweise ist, geht daraus hervor, daß die Zusammensetzung der Schwimmblasengase eine andere ist als die der atmosphärischen Luft, daß vor allem häufig ein viel höherer Prozentsatz von Sauerstoff darin enthalten ist.

Die Luft in der Schwimmblase steht unter dem Drucke, der in der Umgebung des Fisches im Wasser herrscht, also der Summe von Luftdruck und dem Druck der jedesmaligen Wasserhöhe; dieser Druck pflanzt sich auf die Gewebe des Fisches und so auch auf die Schwimmblase fort. In verschiedener Wassertiefe ist dieser Druck ungleich und nimmt mit je 10 m Tiefe um eine Atmosphäre zu. Wenn also ein Fisch im Wasser eine größere Tiefe aufsucht, so vermehrt sich der auf seiner Schwimmblase lastende Druck; infolgedessen wird die Blase zusammengedrückt, und damit nimmt das Körpervolumen ab; die vom Körper verdrängte Wassermasse vermindert sich daher, das Übergewicht nimmt zu, und er müßte daher weiter sinken. Dabei würde sich aber der umgebende Druck

immer steigern, also die Ursache, die das Zunehmen des Übergewichtes herbeiführt, sich vermehren, und das Sinken würde mit zunehmender Geschwindigkeit fortgehen, bis der Fisch den Boden erreichte. Umgekehrt gerät ein Fisch, der im Wasser aufsteigt — etwa der Hering, wenn er zur Eiablage aus den Tiefen, die er bewohnt, in die oberen Wasserschichten kommt —, unter geringeren Druck; seine Schwimmblase muß sich also ausdehnen, sein Volumen und damit die verdrängte Wassermasse zunehmen, sein Übergewicht also sich vermindern. Die Folge wäre, daß der Fisch unaufhaltsam nach oben getrieben würde, bis er die Oberfläche erreicht hätte.

Das sehen wir nun für gewöhnlich nicht eintreten. Allerdings werden durch schnelle große Veränderungen des umgebenden Druckes ähnliche Wirkungen hervorgebracht, wie sie eben theoretisch entwickelt wurden. Wenn Fische aus großen Tiefen mit dem Netze emporgebracht werden, dehnt sich ihre Schwimmblase oft so stark aus, daß sie aus dem Maule herausgepreßt wird: die Fischer des Bodensees bezeichnen diese Erscheinung bei dem Kilch (Coregonus hiemalis Jur.) als Trommelsucht. Ähnliches wird bei Tiefseefischen oft beobachtet. Im übrigen aber besitzen die Fische Vorrichtungen, um die Druck- und Volumschwankungen in ihrer Schwimmblase zu regulieren. Ein einfaches Mittel dazu sind die Muskeln der Schwimmblasenwand: viele Fische (Hecht, Barsch, Schellfisch; Stör) haben einen zusammenhängenden Belag von glatten Muskeln, bei den karpfenartigen sind wenigstens Längsstreifen querverlaufender glatter Muskelzellen vorhanden, bei einigen Seefischen (Knurrhahn, Heringskönig) liegen der Schwimmblase sogar scharf begrenzte Platten quergestreifter Muskulatur auf. Durch deren Zusammenziehung kann wenigstens eine Volumvermehrung der Blase bei vermindertem Außendruck verhindert werden, soweit ein solcher unter natürlichen Verhältnissen eintritt.

Aber der Fisch hat noch weitere Einrichtungen zur Regelung des Luftdrucks in der Schwimmblase: die Volumvergrößerung bei vermindertem Außendruck verhindert er durch Entfernung von Gas aus der Blase; der Volumverkleinerung bei erhöhtem Außendruck arbeitet er durch Abscheidung von Gas in die Schwimmblase entgegen. Beides ist durch Versuche bewiesen. Wenn man einen Hecht, also einen Fisch mit Schwimmblasengang, in einem Wasserbecken unter den Rezipienten einer Luftpumpe bringt und die Luft verdünnt, so sieht man, wie er Gasblasen unter seinen Kiemendeckeln hervortreten läßt und dabei am Boden bleibt; ein Barsch ohne Schwimmblasengang kann so schneller Luftverdünnung nicht entsprechend folgen: er wird an die Oberfläche des Wassers emporgehoben. Andererseits wurde von zwei in seichtem Wasser gehaltenen Fischen gleicher Art der eine in eine Tiefe von 7—8 Metern versenkt, wobei der auf der Schwimmblase lastende Druck sich fast verdoppelt. Nach 48 Stunden wurden die Schwimmblasengase bei beiden untersucht: bei dem im seichten Wasser belassenen enthielten sie 16% Sauerstoff, bei dem in die Tiefe versenkten dagegen 52%. Damit ist es sehr wahrscheinlich gemacht, daß der letztere in seine Schwimmblase Sauerstoff abgeschieden, also die Gasmasse in derselben dadurch vermehrt und so der Schwimmblasenverkleinerung entgegengearbeitet hatte.

Wenn also Gas, besonders Sauerstoff, in die Schwimmblase hinein ausgeschieden wird, so kann das nirgends anders herstammen als aus dem Blut des Fisches. Durch einfache Diffusion aber kann der Sauerstoff nicht aus den Blutgefäßen in die Schwimmblase gelangen; denn der Partialdruck des Sauerstoffes ist in der Schwimmblase viel höher als im Blut, und Diffusion kann nur von Stellen höheren zu solchen niederen Druckes stattfinden. Es muß also ein besonderes Organ vorhanden sein, dessen Aufgabe

es ist, den Sauerstoff des Blutes zu verdichten und ihn in den Binnenraum der Schwimmblase überzuführen. Als solches Organ kann man vielleicht das außerordentlich blutgefäßreiche Gebilde ansehen, das man als roten Körper bezeichnet, und das bei allen Fischen in mehr oder minder deutlicher Ausbildung gefunden wird. Der Vorgang der Abscheidung aber, der vielleicht mit dem beobachteten Untergang roter Blutkörperchen in den Gefäßen des roten Körpers zusammenhängt, ist noch unerklärt.

Die Verminderung der Gasmasse in der Schwimmblase, durch die beim Nachlassen des äußeren Druckes eine Ausdehnung der Blase verhindert wird, geschieht bei den Physostomen offenbar durch den Luftgang, wie der Versuch mit dem Hecht zeigt. Bei den Physoklisten aber findet man in der Schwimmblase ein Organ, das den Physostomen fehlt, das sogenannte Oval, das sich ebenfalls durch reiche Blutgefäßversorgung auszeichnet: hier könnte der Ort der Gasresorption sein. Die Blutgefäße des Ovals können abgeklemmt werden, so daß damit die Gasresorption verhindert ist; bei Zutritt von Blut aber wird infolge des hohen Partialdruckes des Sauerstoffes in der Blase dies Gas durch Diffusion in das Blut übertreten und so der Inhalt der Blase vermindert werden.

Die Luft in der Schwimmblase der Fische steht gewöhnlich unter etwas höherem Druck als der ist, der in dem betreffenden Wasserniveau herrscht. Der Fisch kann dann durch entsprechende Entspannung seiner Schwimmblasenmuskulatur eine gewisse Vergrößerung der Schwimmblase und damit eine bedeutendere Wasserverdrängung herbeiführen: er steigt; oder er kontrahiert die Muskeln der Schwimmblase stärker, verkleinert damit deren Volum, verdrängt weniger Wasser und erhöht damit sein Übergewicht: er sinkt. Nur bei der Überwindung größerer Niveauunterschiede wird die Vermehrung oder Verminderung der Schwimmblasengase in Frage kommen.

Bei manchen Fischen, nämlich bei den karpfenartigen und den Characinen, ist die Schwimmblase in eine vordere und hintere Abteilung geteilt, die miteinander durch eine enge Öffnung zusammenhängen. Die vordere Abteilung hat elastische Wandungen, während die der hinteren Abteilung unnachgiebig sind. Wird durch den Druck der in zwei Längsstreifen angeordneten Muskeln Luft aus der hinteren Abteilung in die vordere gepreßt, so dehnt sich diese aus: der Fisch wird in seinem vorderen Teil sein Übergewicht vermindern und sich vorn heben; umgekehrt wird eine Kontraktion der vorderen Abteilung diese verkleinern, den Vorderkörper schwerer machen und zum Sinken bringen. Auf diese Weise können z. B. Goldfische ohne Bewegung ihrer Flossen durch Hebung oder Senkung ihres Vorderkörpers in andere Wasserschichten übergehen. —

In gleicher Weise wie die Verminderung des Übergewichtes kann auch die Vermehrung des Formwiderstandes dazu beitragen, die Geschwindigkeit des Sinkens im Wasser zu vermindern. Schon mit der Bildung von Gallertsubstanz ist außer der Verringerung des Übergewichts eine nicht unbedeutende Vergrößerung des Körpers verbunden; diese vermehrte Masse ist bei den Quallen durch Bildung des Schirmes im Sinne einer wirksamen Vergrößerung der Projektionsfläche und damit einer großen Vermehrung des Formwiderstandes angeordnet. Die gleiche Wirkung ergibt sich auch bei anderen Einrichtungen des Tierkörpers. So sind die Skelettbildungen der Radiolarien oft derartig angeordnet, daß sie nach dieser Richtung wirksam sind: ursprünglich als Stütz- und Schutzorgane des Zellkörpers entstanden, werden sie durch Verlängerung und Verästelung, also durch Entwicklung großer „Unterflächen“, zu Hilfsapparaten für das Schweben im Wasser. Eine bedeutende Vergrößerung der Unterfläche kommt bei manchen Tierkörpern durch Abflachung zustande: so erklärt sich der ganz flache, fast papierdünne Körper bei den

Phyllosomalarven mancher Krebse, der Palinuriden und Scyllariden (Abb. 103G), als eine Anpassung an das Treiben im offenen Ozean, und unter den Ruderfußkrebsen zeigen die Saphirinen eine solche Abplattung zugleich mit der Erleichterung durch Öltropfen. Überaus häufig aber begegnet uns gerade bei kleinen Krebschen und bei Krebslarven eine Vergrößerung der Projektionsfläche durch Verlängerung und Verbreiterung der vorhandenen und Erzeugung neuer Körperanhänge: die Fühler und Gliedmaßen erhalten im Vergleich zum übrigen Körper eine unverhältnismäßige Länge und werden weit abgespreizt. Durch einen Besatz gefiederter Borsten kann ihre Unterfläche noch vermehrt werden; Gliedmaßen und Leib tragen stachelige Fortsätze, die an Länge den eigentlichen Körper oft um ein Vielfaches übertreffen: es entstehen dadurch so sonderbare und abenteuerliche Formen, wie sie unsere Abbildung 103 in einer kleinen Auswahl zeigt.

In bezug auf ihre Oberflächenentwicklung haben kleine Tiere von vornherein günstigere Bedingungen als große; denn bei ihnen ist die Oberfläche im Verhältnis zur Masse größer als bei großen. Nehmen wir als einfachsten Fall ein kugelförmiges Gebilde, so beträgt dessen Oberfläche $4r^2\pi$, wobei r den Halbmesser der Kugel bedeutet; der Inhalt dagegen ist $\frac{4}{3}r^3\pi$. Das Verhältnis beider ist also $\frac{3}{r}$, d. h. die Oberfläche ist im Vergleich zur Masse um so größer, je kleiner der Halbmesser der Kugel ist. Wenn also von zwei Kugeln bei der einen der Halbmesser 1 cm, bei der anderen 3 cm mißt, so kommt auf die Masseneinheit bei der ersten eine dreimal so große Oberfläche als bei der zweiten. Und genau so verhalten sich verschieden große Körper von anderer, aber untereinander ähnlicher Gestalt. Das Mittel der Oberflächenvermehrung und der damit verbundenen Vergrößerung des Formwiderstandes ist daher bei kleineren Tieren viel wirksamer als bei großen. Die Hauptmasse der Schwebefauna, d. h. der Tiere, die ohne oder mit nur geringen Bewegungen im freien Wasser leben ohne unterzusinken, besteht daher auch in der überwiegenden Masse aus kleinen und kleinsten Wesen, und speziell werden solche Mittel der Unterflächenvergrößerung wie Stacheln, Dornen, Borsten u. dgl. fast nur bei kleinen Tieren gefunden.

Im übrigen wirken häufig verschiedene Hilfsmittel zusammen, um die Sinkgeschwindigkeit zu vermindern. In vielen Fällen genügen die besprochenen Mittel, um sie gleich Null zu machen, also das Tier im Wasser schwebend zu halten. Wenn ihre Kombination dazu nicht ausreicht, so muß aktive Bewegung ergänzend eintreten, und wir finden viele Tiere in der Schwebefauna, die sich nur durch solche, durch Wimperschlag oder Muskelarbeit, vor dem Sinken bewahren.

Es kommen aber für unsere Betrachtungen noch zwei wichtige Momente in Rechnung, die außerhalb des Tierkörpers liegen, aber hier doch im Zusammenhange kurz berührt werden sollen: das sind die Schwere und die innere Reibung des Wassers. Dieselbe Tierart wird in salzreicherem, also schwererem Wasser andere Bedingungen für ihre Ortsbewegung finden als in salzärmeren und paßt sich dem mit Veränderungen ihres Körpers, also Vermehrung oder Verminderung des Formwiderstandes an. Ebenso rufen Veränderungen in der inneren Reibung des Wassers durch Temperaturwechsel entsprechende Reaktionen im Verhalten seiner Schwebefauna hervor. Das wird im 2. Bande nähere Ausführung finden.

Die Bedingungen für die Geschwindigkeit des Sinkens und für das Schweben in der Luft sind die gleichen wie für Wasser; nur ist das Übergewicht der Lebewesen der Luft gegenüber außerordentlich groß, dagegen die innere Reibung so gering, daß der

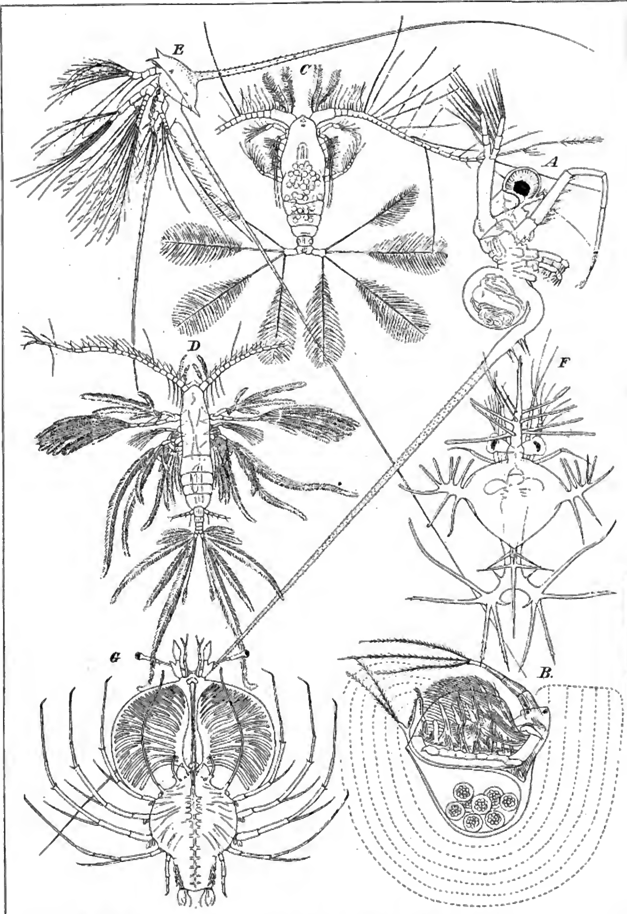


Abb. 103. Vergrößerung der Unterfläche (des Formwiderstandes) bei Schwebetieren.
A Bythotrophes longimanus Leyd., ein Wasserfloh; *B* Holopedium gibberum Zadd.; *C* Calocalanus pavo Dana ♀ und *D* Augaptilus filigerus Cls. ♂, Copepoden; *E* Nauplius eques Chun, Larve einer Entenmuschel; *F* Elaphocaris-Larve eines Dekapoden; *G* Phyllosoma-Larve eines Scyllariden.

Nenner des Bruches nur durch den Formwiderstand gebildet wird. Die Werte nähern sich auch nicht näherungsweise der Null: es gibt keinen organisierten Körper, der in ruhiger Luft ohne Aufwand von lebendiger Kraft schweben könnte etwa so wie die Fische mit Schwimmblase im Wasser. Dagegen kann bei bewegter Luft die lebendige Kraft dieser Bewegung zum Tragen von Organismen ausgenutzt werden. Aber nur ganz kleine Körper, wie die Dauerzustände von Protozoën, können ohne besondere Vorrichtungen in bewegter Luft schweben. Sonst ist auch hier eine Vergrößerung der Unterfläche notwendig. Solche Einrichtungen zum passiven Schweben in bewegter Luft, wie sie von so vielen Pflanzensamen bekannt sind, finden wir auch bei den Tieren, wenn auch seltener. So scheinen die langen Beine mancher Mücken, wie der Tipuliden und Culiciden, ihre Bedeutung darin zu haben, daß sie die Unterfläche dieser Tiere vermehren und damit den Flügeln die Arbeit erleichtern. Durch Verbreiterung der Flügel wird bei Insekten und Vögeln die Schwebfähigkeit erhöht: so vermögen die Tagfalter, insbesondere die Papilioniden wie unser Segelfalter und die tropischen Ornithoptera-Arten, mit ihren breiten Flügeln streckenweit ohne Flügelschlag zu schweben, was den fluggewandteren, aber schmalflügligen Schwärmern versagt ist, und unter den Vögeln ist der Schwebeflug ohne Flügelschlag gerade von breitflügligen Formen in höchster Ausbildung geübt, während schmalflüglige weniger dazu geeignet sind. Dem passiven „Fliegen" der Pflanzensamen in bewegter Luft sind die Luftreisen junger Spinnen an den Fäden, die wir als Altweibersommer bezeichnen, direkt vergleichbar: das Spinnchen allein würde durch mäßig bewegte Luft nicht getragen werden können; aber der leichte lange Faden, den das Tier aus seinen Spinndrüsen ausstößt und an dessen Ende es hängt, vergrößert die Oberfläche, die dem Winde geboten wird, und ermöglicht das Schweben.

6. Die Ortsbewegung der Metazoën durch Flimmerung.

Organismen, die im Wasser oder in bewegter Luft zu schweben vermögen, können ihre Stelle im Raum passiv verändern, wenn sie durch Strömungen des umgebenden Mediums mitgerissen werden. Die aktive Ortsbewegung aber erfordert eine Verwendung der schon besprochenen Bewegungsmittel, also bei vielzelligen Tieren der Flimmerbewegung oder der Muskeltätigkeit.

Es liegt in der Natur der Flimmerbewegung, daß sie nur in feuchter Umgebung stattfinden kann; denn die Flimmerzellen würden in trockener Luft dem Untergange geweiht sein. Bei Trockenlufttieren kommt daher die Flimmerung nur im Innern des Körpers vor, wo die Flimmerzellen vor dem Vertrocknen geschützt sind. Zur Ortsbewegung müssen die Flimmern oberflächlich liegen: sie werden daher in der Hauptsache nur für Wassertiere als Mittel der Ortsbewegung in Betracht kommen; bei Landtieren kommen sie nur in seltenen Fällen zu solcher Verwendung, nämlich bei den feuchtigkeitsliebenden Landstrudelwürmern, und hier sind sie durch Sekretmassen vor dem Vertrocknen geschützt.

Die Kraftleistung durch Flimmerung ist beschränkt, wie schon oben bei der Bewegung der Protozoën ausgeführt wurde. Durch Flimmerbewegungen können daher nur solche Tiere im Wasser getragen werden, bei denen die Sinkgeschwindigkeit eine geringe ist, die also nur wenig Aufwand an lebendiger Kraft notwendig haben, um ihr entgegenzuwirken und zu schweben. Daher sind es auch bei den Metazoën fast ausschließlich kleine Tiere, die sich durch Flimmerung frei im Wasser schwebend bewegen. Eine große Zahl

der pelagisch lebenden Schwimmer stellen, besonders im Süßwasser, die Rädertiere. Sie sind nicht auf der ganzen Oberfläche bewimpert, sondern schwimmen nur mit Hilfe ihres einstülpbaren paarigen Wimperapparats, dem sie ihren Namen verdanken; daher vermögen im allgemeinen nur die kleineren Vertreter der Gruppe frei zu schwimmen, die 0,3—0,5 mm Länge erreichen. Der größte dieser Schwimmer, Asplanchna myrmeleo Ehrbg., wird zwar bis 2 mm lang; diese Form zeichnet sich aber auch vor den übrigen durch ein sehr geringes Übergewicht aus: ihr Körper ist sehr wasserreich, wie man schon an

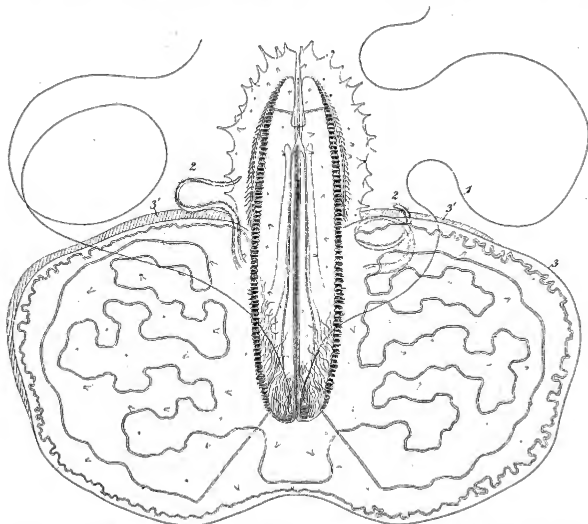


Abb. 104. Eucharis multicornis Eschz., eine Rippenqualle.
1 Tentakel, 2 sogenanntes Aurikel, 3 und 3' die zwei Paar Lappenfortsätze des Körpers. 1/2 nat. Größe. Nach Chun.

der großen Durchsichtigkeit erkennt. — Von den über den ganzen Körper bewimperten Strudelwürmern vermögen nur so kleine Formen wie Castrada, die wenig über 2 mm lang wird, sich durch Flimmerung schwebend zu erhalten.

Am höchsten ausgebildet ist die Flimmerbewegung als Lokomotionsmittel bei den Rippenquallen (vgl. Abb. 57, S. 93). Die Ruderplättchen, die hier in acht Reihen, den sog. Rippen, über den Körper verteilt stehen, bestehen aus reihenweise verklebten Wimpern epithelialer Zellen; sie sind von bedeutender Länge, und ihr Schlag, der in Gestalt von Wellen über die Plättchenreihe läuft, wird durch das Nervenzentrum am aboralen Pole geregelt. Die Rippenquallen sind die größten Schwimmer, die sich mit Hilfe von Flimmerung bewegen. Ihr Körper besteht aus einer überaus wasserreichen Gallerte, so daß eine verhältnismäßig geringe Kraftleistung dazu gehört, ihn schwebend

zu halten. Aber auch so können nur bei den kleinsten Formen bis etwa 3 mm Körperdurchmesser (Abb. 105) besondere Vorrichtungen zur Erhöhung des Formwiderstandes fehlen; alle größeren Formen sind entweder zu ganz flachen Bändern mit sehr großer Oberfläche ausgezogen, wie der bekannte Venusgürtel (Cestus veneris Les.), der bis 1,5 m lang wird, oder sie tragen lappenförmige Anhänge, die um so gewaltiger ausgebildet sind, je größer das Tier wird: die mächtigste Entwicklung erreichen sie bei Eucharis multicornis Eschz. (Abb. 104), die bis 25 cm, und bei Ocyroë trachea Rang, die bis 38 cm größte Längenausdehnung hat. Bei den Larven solcher Arten (Abb. 105) fehlen die Lappen noch, sie entstehen erst bei zunehmender Größe. Nur bei Beroë treten, trotz einer Größe von 20 cm, solche Bildungen nicht auf. Aber sie enthält, wie schon oben erwähnt, in ihrer Körpergallerte dünnere Salzlösungen, die zur Verminderung ihres Übergewichts beitragen.

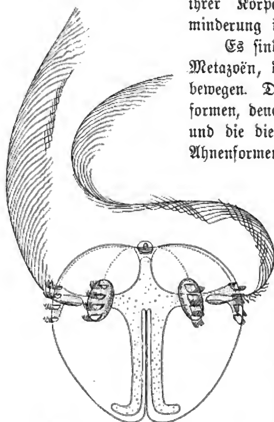


Abb. 105. Larve von Eucharis multicornis Eschz. Vergrößerung 25fach. Nach Chun.

Es sind also nur Angehörige der niedrigsten Klassen der Metazoën, die sich mit Hilfe von Flimmerung frei im Wasser bewegen. Dazu kommen aber noch eine große Reihe von Larvenformen, denen bei ihrer geringen Größe dieser Antrieb genügt, und die die Flimmerung gleichsam als Erbstück von früheren Ahnenformen überkommen haben, während sie für die Bewegung der fertigen Tiere nicht mehr ausreicht. Die Larven der Stachelhäuter besitzen meist zwei ringförmig geschlossene flimmernde Streifen, sogenannte Wimperschnüre, die über den ganzen Körper in bestimmter Anordnung hinziehen. Mit dem Wachstum der Larve nehmen diese anfangs sehr einfachen Flimmerorgane in schnellerem Tempo an Länge zu, indem sie sich dabei in Windungen legen (z. B. Auricularialarve) oder sich auf schmale, stachelartige Fortsätze des Körpers ausdehnen (Pluteuslarve), durch deren Verlängerung zugleich der Formwiderstand vermehrt wird. Die Wimperschnur wird dadurch bei der 1,7 mm langen Auricularialarve von Synapta (Abb. 106 C) etwa 7,5 mal so lang als der Larvenkörper; bei der größten bekannten Echinodermenlarve, der Bipinnaria des Seesterns Luidia, beträgt die Länge des sehr wasserreichen Körpers 7 mm, die Länge der Wimperschnur läßt sich auf 8,3 cm berechnen. Wie sehr die Windungen der Wimperschnüre mit zunehmender Größe der Larve sich komplizieren müssen, um das Tier im Wasser zu tragen, zeigt ein Vergleich der schon erwähnten Synaptalarve (1,7 mm; Abb. 106 C) mit verschiedenen Altersstufen der Auricularia nudibranchiata (Abb. 106 A u. B), die Chun bei den Kanarischen Inseln fischte, und die bis 6 mm Länge erreicht. — Die zahlreichen Larvenformen der verschiedensten Wurmgruppen, der Strudel- und Schnurwürmer, und vor allem die Trochophoralarve der Ringelwürmer, Sternwürmer, Weichtiere und Molluskoiden, bewegen sich ebenfalls mit Hilfe der in zwei oder mehr Wimperkränzen angeordneten Flimmern; bei ihnen kommen Größen über 0,5 mm kaum vor. Wie auch hier der präorale Wimperkranz durch Schlängelung verlängert werden kann, zeigt die nach dem Trochophoratypus gebaute Veligerlarve der Schwimmschnecke Atlanta (Abb. 62, S. 97).

A B C b b

Abb. 106. – Verlängerung des Wimperkranzes mit zunehmender Größe bei Larven von Seegurken.

A jüngeres (kleineres) und *B* oberes Stück eines älteren (größeren) Exemplars (bis *b b* in *A* reichend) von Auricularia nudibranchiata Chun, *C* Auricularia von Synapta. *A* u. *B* nach Chun, *C* nach Semon.

Bei keiner von all diesen durch Flimmerung frei im Wasser schwebenden Formen ist die Kraft des Bewegungsantriebs so groß, daß sie auch nur gegen leichte Strömungen im Wasser erfolgreich ankämpfen können. Sie treiben mit dem Strom und bilden einen Teil der Schwebefauna oder des tierischen Planktons.



Abb. 107. Schema des Kriechens eines Strudelwurms. *1* Wimpern der Bauchseite; *2* Schleimschicht; die Größe von 1 und 2 ist im Vergleich zum Tier sehr übertrieben; *3* Unterlage. Der Pfeil zeigt die Richtung des Kriechens. Nach R. Pearl.

Zum Gleiten auf fester Grundlage oder an der Wasseroberfläche dient die Flimmerbewegung den größeren Strudelwürmern, vor allem den Trikladen (Planarien), die teils im Wasser, teils in und auf festem Boden leben. Die Flimmern, mit denen die Kriechsohle bei diesen Tieren besetzt ist, schlagen kräftig gegen das hintere Körperende; zugleich wird ein zäher Schleim abgesondert, der sofort an der Unterlage festklebt (Abb. 107). In diesem Schleimband erfolgt der Schlag der Flimmern. Sie würden den Schleim nach rückwärts drängen, wenn er nicht festgeklebt wäre; so aber ist das Ergebnis ein Vorwärtsgleiten des Wurmkörpers. Die Strudelwürmer erreichen dabei eine Geschwindigkeit bis zu 2,5 mm in der Sekunde. Eine Rückwärtsbewegung in dieser Weise ist unmöglich, da der Schlag der Flimmern hier nur in einer Richtung stattfindet. In gleicher

Weise wie an festen Gegenständen gleiten diese Tiere, soweit sie Wasserbewohner sind, auch an der Oberfläche des Wassers, mit der Sohle nach oben; den Halt bietet ihnen das Schleimband. Da aber der Wasserspiegel eine weniger feste Grundlage bietet, geht die Bewegung hier bedeutend langsamer, und auch Änderungen der Richtung sind aus dem gleichen Grunde sehr schwierig. Außerdem vermögen sich die Strudelwürmer auch durch Muskelkontraktion zu bewegen; ja die größeren meerbewohnenden Formen sind ganz auf diese angewiesen.

7. Die Ortsbewegung der Metazoën durch Muskeltätigkeit.

Während somit die Flimmerbewegung nur in recht beschränktem Maße bei der Ortsbewegung der vielzelligen Tiere zur Verwendung kommt, ist die Muskelbewegung hier das fast allgemein verbreitete Mittel der Fortbewegung. Die Ortsbewegung mit Hilfe der Muskeln ist nun überaus vielseitig: sie kommt vor als Kriechen, Schwimmen, Laufen, Springen, Fliegen; sie ist verschieden, je nachdem sie im Wasser, in der Luft oder auf dem festem Boden stattfindet, und wechselt mit der wechselnden Anordnung und Verwendung der Muskulatur am Tierkörper. Nach den äußeren Bedingungen die Ortsbewegungen unterscheiden zu wollen, dürfte nicht angehen: die Bewegungsart des Pinguins und der Seeschildkröte im Wasser und der Flug des Vogels in der Luft sind einander sehr ähnlich; das Schlängeln des schwimmenden Aales und das Kriechen der Blindschleiche auf festem Boden kommen im Grunde auf die gleiche Weise zustande, und ein Hund schwimmt im Wasser ganz ähnlich, wie er auf dem Lande läuft. Wir werden also besser von der Art, wie die Bewegungen zustande kommen, ausgehen, wenn wir die verschiedenen Arten der Ortsbewegung übersichtlich zusammenstellen wollen.

a) Die schrittweise Ortsbewegung.

Die einfachste Art der Ortsbewegung besteht in einem Wechsel von Zusammenziehung und Streckung beim ganzen Körper oder einem Teile desselben; beim Zusammenziehen wird durch Festheftung am Vorderende ein Nachziehen des Hinterendes bewirkt, beim Strecken dagegen wird das Hinterende festgelegt und das Vorderende vorgestoßen. Charakteristisch für diese ganze Bewegung ist, daß sie ruckweise erfolgt. Hierher gehört ebenso das Kriechen des Regenwurms und die Fortbewegung der Muschel mit Hilfe ihres Fußes; hierher gehört die Bewegung mit gegliederten Hebelgliedmaßen, wie sie bei Arthropoden und vierfüßigen Wirbeltieren die gewöhnliche ist; hierher gehört ferner auch das Schwimmen durch Rückstoß, wie bei Quallen oder beim Oktopus: in diesem Falle ist es nicht eine feste Unterlage, sondern das Wasser, wogegen sich das muskulöse Organ anstemmt. Man kann alle diese Bewegungen als unterbrochene, ruck- oder schrittweise bezeichnen. Ihnen gegenüber steht die kontinuierliche oder zusammenhängende Ortsbewegung: hier sind nicht alle Bewegungsmuskeln im gleichen Zustande der Kontraktion oder Erschlaffung, sondern es laufen Kontraktionswellen über einen Körper, die sich auf der einen und andern Seite alternierend folgen: es ist das die weitverbreitete Bewegungsart, die wir als Schlängelung bezeichnen.

Als Grundform einer schrittweisen Ortsbewegung wollen wir zuerst das sog. Spannen eines Egels betrachten (Abb. 108). Das Tier besitzt zwei Saugnäpfe, den Mundsaugnapf am Vorderende, in dessen Mitte der Mund steht, und den Endsaugnapf hinter dem After; mit diesen kann es sich an der Unterlage festheften. Durch eine Kon-

traktion der Ringmuskulatur streckt sich das am Hinterende festgesaugte Tier, um sich dann mit dem Mundsaugnapf vorn am Boden zu fixieren. Sobald dies geschehen ist, läßt der Endsaugnapf los; es zieht sich die Längsmuskulatur zusammen, und zwar an der Bauchseite stärker als an der Rückenseite, so daß sich der Körper aufkrümmt und der Endsaugnapf nahe dem vorderen zur Anheftung gelangt; damit ist der Schritt beendet, und jetzt beginnt das Spiel aufs neue mit Loslassen des vorderen Saugnapfes und Strecken des Wurms. Die Bewegung sieht aus, wie wenn wir mit der spannenden Hand eine Strecke abmessen: daher der Name „Spannen". Alle Egel ohne Ausnahme bewegen sich auf fester Unterlage in solcher Weise, aber außer ihnen noch viele andere Tiere. So kann unser Süßwasserpolyp Hydra seinen Platz spannend wechseln, indem er sich abwechselnd mit seiner Fußscheibe und seinen Fangarmen festhält. Spannend kriechen auch viele Rädertierchen. Das eilige Kriechen größerer Strudelwürmer des Meeres sowie des Dendrocoelum lacteum Oerst. unserer Binnengewässer, wobei sie durch zähen Schleim abwechselnd Vorder- und Hinterende festkleben, erinnert ebenfalls an das Spannen. Ein echtes Spannen begegnet uns auch bei der tropischen Landschneckengattung

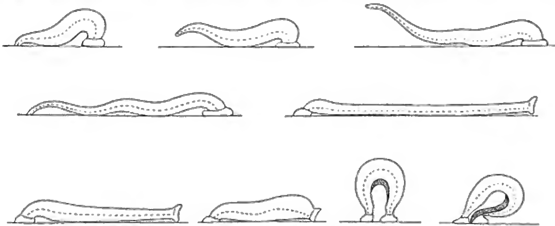


Abb. 108. Die verschiedenen Bewegungszustände beim Spannen des Blutegels. Nach v. Uexküll.

Pedipes, und eine Schmetterlingsfamilie hat ja ihren Namen „Spanner" (Geometrae) dadurch erhalten, daß ihre Raupen, denen in der Mitte des Körpers die Beine fehlen, sich dieser Bewegungsart bedienen; außerdem wird auch von der Larve einer Fliege (Leucopis puncticornis Meig.) berichtet, daß sie sich spannend bewegt.

Eine schrittweise Bewegung ist auch das Kriechen des Regenwurms und vieler anderer Borstenwürmer. Der Wurm streckt und kontrahiert sich abwechselnd, besonders seinen vorderen Körperabschnitt. Beim Ausstrecken zieht sich die Ringmuskulatur nicht gleichzeitig zusammen, sondern es schreitet eine Verdünnungswelle von vorn nach hinten fort; dabei wird ein Ausweichen des Körpers nach hinten durch die nach rückwärts gerichtete Stellung der Borsten verhindert. Nach ausreichender Streckung zieht dann vom Vorderende, infolge der Kontraktion der Längsmuskeln, eine Verdickungswelle nach hinten, wodurch der hintere Körperteil nachgezogen wird; die Wellen brauchen dabei nicht immer den ganzen Wurm zu durchlaufen. Abweichend von den Egeln vermag der Regenwurm auch rückwärts zu kriechen, wenn sein Vorderende gereizt wird: dabei richtet er die Borsten durch die an sie ansetzenden Muskeln nach vorn. Da die Regenwürmer sich meist in ihren Erdröhren bewegen, so stehen die vier Borstenpaare, die jeder Körperring trägt, nicht alle auf der Bauchseite, sondern die äußeren Paare rücken an die Seitenfläche, ja sie können sich bei einzelnen Arten ziemlich weit gegen den Rücken verschieben.

Bei manchen ausländischen Regenwürmern (Gattung Perichaeta) stehen sogar die Borsten in mäßigen Abständen als zusammenhängender Ring um das Segment, so daß sich diese Würmer ringsum an der Röhrenwand anstemmen können. Auch bei anderen Borstenwürmern spielen die Borsten wohl ursprünglich dieselbe Rolle und dienen zum Anstemmen bei der Ortsbewegung. Indem sich aber die borstentragenden Stellen an den Seiten jedes Segments zu beweglichen Wülsten, den Parapodien, erheben, (Abb. 64 A, S. 100), kommt es bei den polychäten Ringelwürmern geradezu zur Entstehung gliedmaßenartiger Bildungen, die dann das Anstemmen in der Hauptsache übernehmen und von den Borsten darin nur unterstützt werden; ja bei noch weiterer Vergrößerung können sie sogar als Ruder beim freien Schwimmen dienen (Abb. 109).

In ähnlicher Weise wie die Regenwürmer bewegen sich viele fußlose Insektenlarven, besonders solche von Fliegen und Käfern; bei ihnen findet der Körper bei seiner Verkürzung den nötigen Widerstand an der Unterlage durch unbewegliche chitinige Härchen, Dornen, Höcker und Borsten, die entweder in kranzförmiger Anordnung um die Körperringe oder in besonderen Gruppen auf Erhebungen und Wülsten stehen; je nachdem die Unterlage fester oder lockerer ist, sind diese Fortsätze kürzer oder länger. Meist sind sie nach hinten gerichtet; aber bei Larven, die sich auch rückwärts bewegen können, wie denjenigen der Borkenkäfer z. B., tragen manche Ringe auch nach vorn gerichtete Dornen.

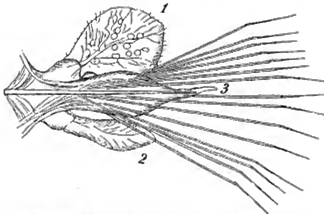
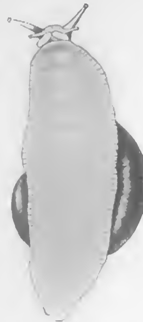


Abb. 109. Parapodium eines freischwimmenden Ringelwurms (Vanadis formosa Clap.). 1 Dorsaler und 2 ventraler Cirrus, 3 Stamm des Parapodiums. Nach Greeff.

Auch die Ortsbewegung vieler Mollusken geschieht in den Grundzügen schrittweise. Am deutlichsten ist das bei vielen Muscheln. Der Fuß der Muscheln ist infolge der vielfach verflochtenen Muskulatur ein sehr bewegliches Organ, das darin wohl mit der Zunge der Säuger verglichen werden kann. Nicht überall ist er so kräftig ausgebildet, daß er als Bewegungsorgan in Tätigkeit treten kann: bei den Kammuscheln (Pecten) und bei den mit einer Schalenklappe festsitzenden Austern ist er ganz zurückgebildet, bei anderen nur schwach entwickelt. Das Hervorstrecken des Muschelfußes aus den Schalen geschieht durch Hineinpressen von Blut; man sieht dann bei unserer Teichmuschel (Anodonta) Kontraktionswellen über ihn hingleiten, vom Ansatz gegen die Spitze, „als werde Flüssigkeit in einen hohlen Körper mit elastischer Wandung durch Zusammenpressen der Wand am hinteren Ende in die vordere Spitze getrieben". Der Fuß kann dabei eine bedeutende Länge erreichen: bei der Teichmuschel kann er sich bis über den Schloßrand der Schale umlegen, bei einer kleinen Muschel Crenella discors L. vermag er sich auf die sechsfache Länge der Schale auszustrecken. Mit seiner Spitze verankert sich der Fuß an einer widerstandleistenden Unterlage, und zieht dann durch Kontraktion seiner Rückziehmuskeln, die von der Schalenwand entspringen, das Tier mit der Schale nach. Der alte Réaumur vergleicht das mit der Fortbewegung eines Menschen, der auf dem Boden liegend sich, ohne Benutzung der Beine, nur mit den Armen von der Stelle bringt, indem er irgendeinen festen Gegenstand ergreift und sich an diesen heranzieht. Unsere Flußmuschel, Unio, kann in 4 Minuten 5 solcher Schritte machen und kommt

fast 5 mm vorwärts. Auf diese Weise können sich unsere Teichmuscheln in den Schlamm, viele Meeresmuscheln (Solen, Psammobia) auch in den Sand hineinziehen. Unsere kleinen Kreismuscheln (Sphaerium) klettern sogar an Pflanzenstengeln innerhalb des Wassers in die Höhe. Bei manchen Muscheln des Meeres, Cardium, Donax u. a., zeigt der Fuß eine ausgesprochen knieartige Krümmung; diese können sich durch kurze wiederholte Sprünge im Wasser fortschnellen, indem sie den Fuß anstemmen und plötzlich strecken.

Viele Muscheln besitzen im Fuß eine Byssusdrüse, deren im Wasser gerinnendes Sekret Fäden bildet, mit denen sie sich an einer festen Unterlage anheften (Abb. 112, links). Die Verankerung mit Byssusfäden braucht aber nicht dauernd zu sein; vielmehr kann die Muschel den alten Byssus abstoßen und an einer anderen Stelle sich mit neuen Fäden festheften. Ja sie können sogar auf diese Weise wandern; man sah die Miesmuscheln allmählich an der Wand eines Aquariums aufsteigen, indem sie einige Male die alten Byssusfäden ablösten und neue mehr in der Höhe anklebten. Während der Fuß bei den kriechenden Muscheln kräftig und groß ist, kann er bei denen, die sich mit Byssus anheften, mehr oder weniger rückgebildet sein.


Abb 110. Eine an einer Glasscheibe kriechende Weinbergschnecke (Helix pomatia L.) von der Unterseite.

Ruckweis geschieht auch die Kriechbewegung der Schnecken, obgleich sie beim ersten Anblick eine gleitende Bewegung zu sein scheint wie die der Strudelwürmer des Süßwassers. Läßt man eine Weinbergschnecke an einer Glasscheibe kriechen, so sieht man über die Sohle des Fußes von hinten nach vorn dunklere Streifen fortschreiten, die sich quer über den Fuß erstrecken und sich in der Zahl von 8—10 in kurzen Abständen folgen (Abb. 110); am Vorderende laufen sie aus, um sich am Hinterende stets neu zu bilden. Jeder solche Streifen entsteht durch Abheben eines entsprechenden Stückes der Sohle von ihrer Unterlage: er ist eine Falte und verdankt seine Entstehung einer entsprechenden Zusammenziehung der Längsmuskeln des Fußes, die als Kontraktionswelle ebenfalls von hinten nach vorn verläuft und die Falte vor sich herdrängt. Durch eine solche Zusammenziehung wird das Hinterende um ein Stück vorgezogen, und indem die Falte nach vorn geschoben wird, rückt jedes Teilchen der Sohle, über das sie hinläuft, um das gleiche Stück nach vorn. Man kann auf der Sohle der Weinbergschnecke, die auf Glas kriecht, mit der Lupe kleine weiße Pünktchen, Drüsenmündungen, erkennen, und sieht, wenn man ein einzelnes davon ins Auge faßt, wie es durch die Falte ein Stück weit vorgerissen wird und dann wieder bis zur Ankunft der nächsten Falte ruht. Die Kontraktionswelle besorgt im Fortschreiten zugleich die Dehnung der hinter ihr liegenden erschlafften Muskelpartien, wobei sie durch Kontraktion der Quermuskeln der Sohle unterstützt wird. Nur wenn die Welle am Vorderende angelangt ist, muß die Dehnung auf andre Weise geschehen: außer den Quermuskeln wirkt hier besonders der Druck der ins Vorderende eingepreßten Blutflüssigkeit. Wenn einer solchen Falte ein Vorrücken von etwa 0,5 mm entspricht und in der Minute 80—100 Falten über die Sohle der Weinbergschnecke laufen, so rückt sie also um 4—5 cm vorwärts, was etwa ihrer Durchschnittsgeschwindigkeit entspricht. Kleinere Schnecken kriechen schneller: so macht die gelbe Gartenschnecke (Hel. hortensis Müll.) in der Minute 6—7 cm und

als Höchstleistung 9 cm, die kleine nackte Ackerschnecke (Limax agrestis L.) mehr als 13 cm. Für solche Art der Fortbewegung ist ein Haften des Fußes an der Unterfläche notwendig, und das wird durch reichliche Schleimabsonderung durch die Schleimdrüsenzellen der Sohle vermittelt. Der Schleim, der am Boden anklebt, bleibt als Kriechspur zurück; er schützt zugleich die Sohle vor Verletzungen und vor Anhaften von Fremdkörperchen: sie kriecht nicht auf dem Boden, sondern auf ihrer Schleimbahn. Das Kriechen unserer Teichschnecken am Wasserspiegel (vgl. oben S. 170) wird wahrscheinlich wesentlich durch dieses Schleimband ermöglicht, das ihren Halt an der Oberfläche verstärkt. Man kann das Schleimband durch Aufstreuen von Bärlappsamen auf den Wasserspiegel sichtbar machen. Rückwärtskriechen können die Schnecken nicht.

Diesem Kriechen der Schnecken ähnelt die Fortbewegung einer kleinen fußlosen Schmetterlingsraupe, die zu Limacodes testudo Fab. gehört, und einer sonderbaren zu Microdon mutabilis L. gehörigen Fliegenlarve, die man an feuchten Stellen, unter lockrer Baumrinde z. B., findet. Wegen ihrer seltsamen schildförmigen Gestalt und des schneckenartigen Kriechens wurde die letztere zuerst von Spix als Nacktschnecke beschrieben. Ob ihre Bewegung in den Einzelheiten ebenso zustande kommt wie bei den Schnecken, bedarf noch der Untersuchung.

In eigenartiger Weise weicht die Bewegung mancher Kiemenschnecken von dem hier geschilderten Kriechen ab. Cyclostoma elegans Drap. z. B., eine in den Mittelmeerländern überall häufige Landschnecke, die auch in Deutschland an einzelnen Stellen vorkommt, hat eine der Länge nach zweigeteilte Sohle. Sie bewegt sich derart, daß sie abwechselnd die eine Hälfte der Sohle vorschiebt, während die andre fest haften bleibt; so kommt sie schrittweise vorwärts und erinnert damit an ein Pferd im Paßgang.

Anhangsweise sei hier erwähnt, daß die Zähigkeit des Schleims manchen kleinen Schnecken ermöglicht, sich an einem Schleimfaden von einem Zweig oder dergleichen herabzulassen, wie Spinnen und manche Raupen es an einem Spinnfaden tun. In unserer Fauna ist das bei kleinen Nacktschnecken der Gattung Limax öfters beobachtet. Eine Landschnecke der Antillen, Megalomastoma suspensum Sw., scheint dies weit häufiger zu üben; denn sie hat davon ihren wissenschaftlichen Artnamen (suspensum = aufgehängt). Übrigens benutzen manche Strudelwürmer ihren zähen Schleim in gleicher Weise: Planarien, die am Wasserspiegel kriechen, können sich an einem Schleimfaden auf den Boden herabsinken lassen, und von einer Landplanarie Placocephalus kewensis Mos., die öfters bei uns in Gewächshäusern auftritt, weiß man, daß sie wie Limax „abspinnt“.

Eine ganz eigenartige Bewegungsweise, die auch in abwechselndem Ausstrecken, Fixieren und Nachziehen besteht, finden wir bei vielen Stachelhäutern (Tafel 8). Da nämlich, wo der gepanzerte Körper dieser Tiere gar keine oder doch nur eine sehr geringe freie Beweglichkeit besitzt, wie bei den Seeigeln und Seesternen, werden besondere aus dem Panzer herausragende Organe dazu benutzt, den Körper von der Stelle zu bewegen, die Ambulakralfüßchen. Sie stellen eine Einrichtung vor, die allen Stachelhäutern und nur ihnen eigen ist; aber nicht bei allen stehen sie im Dienste der Ortsbewegung, sondern dienen oft als Greif-, Atmungs- und Rezeptionsorgane. Die Ambulakralfüßchen bilden Ausstülpungen der fünf (ev. mehr) radialen Kanäle des sogenannten Wassergefäßsystems; an diesen sind sie in paarigen Reihen angeordnet und erstrecken sich je durch eine enge Durchbohrung des Panzers nach außen. Durch kontraktile Blasen, deren zu jedem Füßchen eine gehört, wird die Flüssigkeit aus den Wassergefäßkanälen in die Füßchen

eingepreßt; dadurch werden diese geschwellt und zu oft bedeutender Länge ausgestreckt und können sich mit Hilfe ihrer Muskulatur in sehr verschiedenen Richtungen bewegen. Beim „Kriechen“ werden sie in der Bewegungsrichtung ausgestreckt und heften sich mit ihren Enden fest, um dann durch Verkürzung den Körper nachzuziehen. So sind sehr zahlreiche kleine Organe nebeneinander tätig, und während sich die einen zusammenziehen, strecken sich andre aus, noch andre lösen sich zur gleichen Zeit los oder heften sich an, und durch dieses Zusammenkommen kleiner Schritte entsteht ein ununterbrochenes Fortrücken. Neben dem Ziehen kommt vielleicht auch ein Stemmen der Füßchen durch Streckung mit ins Spiel. Zur Anheftung tragen die Füßchen an ihrem Ende bei den kletternden Formen einen Saugnapf, der oft mit solcher Kraft an der Unterlage festhält, daß man beim Loslösen eines Seeigels oder Seesterns eher die Füßchen zerreißt als das Tier zum Loslassen zwingt. Wo diese Saugnäpfe fehlen, ist ein Klettern mit Hilfe der Ambulakralfüßchen unmöglich; sie können sich dann nur auf ebenem Boden durch Einbohren in den sandigen Grund oder Anstemmen an Unebenheiten verankern. So hat Asterias glacialis Müll., der ein eifriger Kletterer ist, starke Saugnäpfe an den Füßchen, bei Astropecten, der auf Sandgrund lebt, sind die Füßchen am Ende spitz kegelförmig.

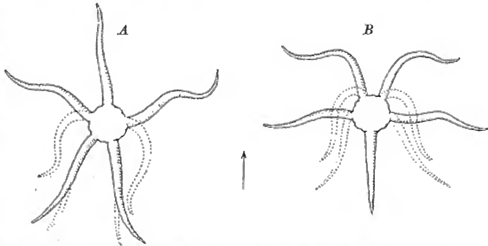


Abb. 111. Bewegungen der Arme bei der Fortbewegung der Schlangensterne. Die punktierten Linien zeigen die Lage der Arme zur Scheibe am Ende eines Schrittes. *A* unpaar voran, *B* paarig voran. Nach v. Uexküll.

Wenn jedoch die Beweglichkeit des Körpers durch die Panzerung weniger beeinträchtigt ist, dienen die Ambulakralfüßchen nicht zur Ortsbewegung. Die Schlangensterne z. B. verändern ihren Platz mit Hilfe der sehr beweglichen dünnen Arme, denen sie den Namen verdanken: die Arme heben den Körper von der Unterlage ab und werfen ihn unter Einbiegung nach vorne, so daß der Schritt eine Art Sprung vorstellt; dann schlagen sie in flachem Bogen durch das Wasser wieder nach vorn (Abb. 111). Man wird durch das Rückschlagen der Arme an die Armbewegungen eines schwimmenden Menschen erinnert. Dabei arbeiten die Arme stets paarweise zusammen, aber in wechselnder Kombination. Wenn der fünfte, unbewegte Arm, in der Bewegungsrichtung vorangeht, macht das hintere Armpaar nur geringe Bewegungen (A); ist dagegen der unpaare Arm hinten, so greifen die beiden Gangarmpaare kräftig aus (B). Auf solche Weise wird eine viel größere Geschwindigkeit erreicht als bei dem Gang mit den Ambulakralfüßchen: die Schlangensterne stellen unter den Stachelhäutern die schnellsten Läufer. Aber auch hier sind die Füßchen nicht ganz unbeteiligt: sie geben Stützpunkte für die Arme ab. Bei manchen Arten geht die Mithilfe der Füßchen so weit, daß sie das Ende des Armes durch schwaches Festsaugen fixieren. Solche Formen können auch an steilen Gegenständen, z. B. an den Glasscheiben der Aquarien, in die Höhe klettern, mit den gleichen Armbewegungen wie beim Gang auf flachem Boden: so besonders Ophiocoma nigra Abildg. u. a. Auch das Klettern geht auf diese Weise viel schneller als bei anderen Stachelhäutern.

Die meisten Holothurien führen ihre langsamen Kriech- und Wühlbewegungen durch Verkürzung und Streckung ihres Körpers aus, wobei die „pedaten", mit Füßchen versehenen Formen durch diese unterstützt werden. Dagegen können Cucumaria (Taf. 8) u. a. auch langsam klettern, mit Hilfe ihrer verästelten, den Mund umstehenden Fühler. Die freibeweglichen Haarsterne, die sich aus festsitzenden, gestielten Larven entwickeln, haben in ihren gegliederten Cirren am aboralen Körperpol besondere Bewegungsorgane, mit denen sie wie auf Beinen laufen und klettern. Durch Schlagen mit ihren Armen aber können die Haarsterne beschränkte Strecken in ruhigem Wasser schwimmend zurücklegen (vgl. Taf. 8), wobei sie von einem erhöhten Punkte ausgehen. Manche Seeigel mit langen Stacheln, z. B. Centrostephanus longispinus Ptrs., gebrauchen diese wie Stelzen und kommen daher auf ebenem Boden schneller von der Stelle als ihre Verwandten.

In den gleichen Betrachtungskreis der schrittweisen Bewegungen gehört auch das Laufen der Gliederfüßler und Wirbeltiere mit Hilfe ihrer gegliederten Beine. Ehe wir jedoch zur Schilderung dieser Verhältnisse übergehen, die wegen der mannigfaltigen Verwendung der Gliedmaßen uns länger beschäftigen wird, wollen wir zuvor die Schlängelbewegung betrachten, nachdem wir noch, im Anschluß an die schrittweise Bewegung, der Bewegung durch Rückstoß im Wasser einige Aufmerksamkeit geschenkt haben.

Bei zahlreichen im Wasser frei beweglichen Tieren aus sehr verschiedenen Klassen kommt eine Ortsbewegung dadurch zustande, daß sie durch die Muskelkontraktion eine Strömung im Wasser erzeugen, die an dem umgebenden ruhenden Wasser Widerstand findet und so einen Rückstoß auf den Körper ausübt, der diesen in entgegengesetzter Richtung fortstößt. Es ist dasselbe Prinzip der Fortbewegung, das die Ingenieure in der Turbine und dem Wasserstrahlpropeller ausgenutzt haben. Wunderbar erscheint die Vielfältigkeit der Abänderungen, worin bei ganz verschieden gebauten Tieren und mit ganz verschieden gearteten Organen diese Bewegungsweise ausgeübt wird. Am weitesten verbreitet ist sie bei den Quallen: hier wird die Wasserströmung durch stärkere Wölbung des glockenförmigen Schirmes erzeugt, die durch Kontraktion der auf der unteren Schirmfläche gelegenen Ringmuskeln zustande kommt. Bei den Randquallen (Hydromedusen) wird beim Zusammenziehen durch einen oft breit einspringenden Saum am Schirmrand, das Wasser im Schirmraum gleichsam gefangen; die Ausflußöffnung wird dadurch enger, und damit die Geschwindigkeit des ausgepreßten Wassers größer, ebenso wie man Wasser aus einem Gummiball mit enger Öffnung bei gleichem Druck weiter spritzen kann, als wenn man die Öffnung erweitert. Die der Kontraktion folgende Abflachung des Schirmes geschieht durch die Elastizität der Schirmgallerte langsam, so daß dadurch keine entgegengesetzte Strömung im Wasser verursacht wird. Unter rhytmischen Pulsationen ihrer Glocken können die Quallen im Wasser schwimmen. — Seltsamerweise begegnen wir der gleichen Bewegungsart bei manchen Muscheln, vor allem bei der Kammuschel (Pecten) (Abb. 112): kleinere Pecten schwimmen unter schnell aufeinanderfolgendem Schließen der Schale; wie bei den Randquallen der Schirmrand, so hindert hier eine vom Mantelrande aus einspringende Falte den Abfluß des Wassers; dies stößt gegen die Falte an und treibt die Muschel in der Richtung des freien Schalenrandes vorwärts, während es selbst durch die Lücken beiderseits vom Schloß abfließt. Das schwankende, flatternde Schwimmen der Kammuscheln, das sie meist nur über kleinere Strecken trägt, erinnert an den gaukelnden Flug eines Tagfalters. Außer den Kammuscheln können auch einige Arten der Feilenmuscheln (Lima) in dieser Weise schwimmen.

Das Schwimmen der zehnfüßigen Tintenfische geschieht durch schlängelnde Flossenbewegung, wir werden es unten kennen lernen. Wenn aber die achtfüßigen Kopffüßler schwimmen, so geschieht das durch Rückstoß (Tafel 3). Sie entleeren das Atemwasser, das bei weit offener Mantelhöhle eingesogen wird, nach Verschluß der letzteren durch den Trichter. Für gewöhnlich findet diese Ausstoßung langsam statt; das Tier kann aber das Wasser auch mit kräftigem Druck ausstoßen und wird dann durch den Rückstoß mit ziemlicher Geschwindigkeit durch das Wasser getrieben. Es kann dabei nicht nur rückwärts, sondern auch nach anderen Richtungen schwimmen, indem es das Rohr des Trichters nach verschiedenen Seiten biegt, ja selbst bei rückwärts gebogenem Trichter nach vorwärts. Die Achtfüßler handhaben das Schwimmen nur gelegentlich; für gewöhnlich be-

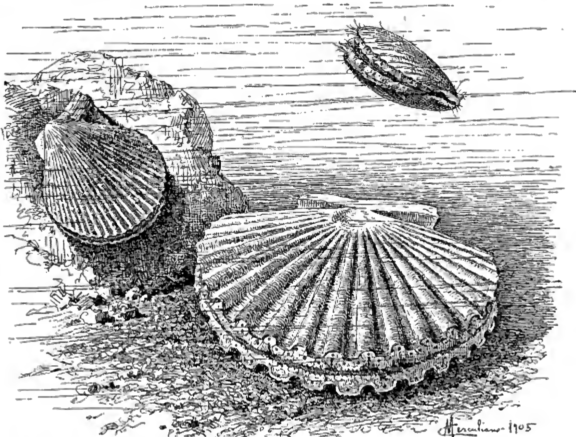


Abb. 112. Kammuscheln (Pecten); oben links durch Byssus am Felsen befestigt; oben rechts schwimmend in der Pfeilrichtung; unten am Boden liegend: die Mantelrandfalte und die Augen sind hier deutlich.

wegen sie sich am Boden unter Vorstrecken und Verkürzen der saugnapfbewehrten Arme. Nur junge Moschuspulpe (Eledone) schwimmen dauernd, da bei ihnen der Rückstoß viel wirksamer ist als bei den schweren erwachsenen Tieren.

In ähnlicher Weise können sich manche Libellenlarven, z. B. die von Aeschna und Libellula, durch kräftiges Ausstoßen des Atemwassers fortbewegen. Hier liegen nämlich die Atmungsorgane (Tracheenkiemen, vgl. Atmung) im Enddarm, und es wird durch dessen abwechselnde Ausdehnung und Verengerung die fortwährende Erneuerung des Atemwassers besorgt. Wird nun dieses Wasser kräftig entleert, so bekommt, da der Wasserstrom nach hinten gerichtet ist, die Larve einen Stoß nach vorn (Abb. 187). Die Ausleerung kann bei großen Larven heftig sein, daß, wenn man einer Larve zur rechten Zeit den Kopf herunterstößt und so den Hinterleib schräg nach oben richtet, ein Wasserstrahl in großem Bogen bis zu 20 und mehr Zentimeter weit über den Rand des Glases gespritzt wird.

Schließlich ist die Bewegung durch Rückstoß auch bei den Salpen und Feuerwalzen allgemein verbreitet und bildet für sie die einzige Art der Ortsbewegung. Die Salpen nehmen durch den Mund Atemwasser auf und treiben es unter jedesmaligem Schluß der Mundöffnung durch die sehr regelmäßigen rhythmischen Kontraktionen der Muskelreifen des Körpers aus der am Hinterende gelegenen Kloakenöffnung heraus, wobei jedesmal der Körper ein Stück weit nach vorne schießt. Durch die Elastizität des Zellulosemantels werden nach jeder Zusammenziehung die Muskeln wieder gedehnt und aufs neue Wasser durch den Mund eingesaugt. Bei den Feuerwalzen ergießt sich das Atemwasser der Einzeltiere, die in der Wand eines vorn geschlossenen Hohlzylinders angeordnet sind, in den Hohlraum des Zylinders; nur dadurch, daß alle Einzeltiere gleichzeitig ihr Atemwasser entleeren, kann es zu einem starken Wasserstrom und damit zu einem kräftigen Rückstoß kommen.

b) Die Ortsbewegung durch Schlängelung.

In sehr weiter Verbreitung findet sich die Schlängelung als Mittel der Fortbewegung, und zwar hauptsächlich im Wasser. Sehr viele Würmer, zahlreiche Weichtiere, manche Larven von Insekten sowie die Appendikularien und Aszidienlarven, vor allem aber die meisten der im Wasser lebenden Wirbeltiere und unter den landbewohnenden die Schlangen und schlangenähnlichen bewegen sich schlängelnd.

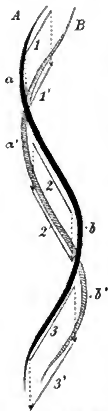


Abb. 113. Schema der Kraftwirkung bei der Schlängelung; vgl. Text.

Der schlängelnde Körper wird in schwingende Bewegung versetzt, und die Bewegungswellen schreiten in bestimmter Richtung über ihn fort. Wenn z. B. in Abb. 113 A das Bild eines schlängelnden Körpers ist, von oben gesehen, so wird derselbe bald darauf die Lage B einnehmen, wobei der Wellenberg a bis a^1, das Wellental b bis b^1 vorgerückt ist. Die schlängelnden Körper schwingen also nicht etwa, wie eine Saite, in stehenden Wellen mit bestimmten, in Ruhe verharrenden Knotenpunkten; durch solche Art zu schwingen würde keine Vorwärtsbewegung zustande kommen können. Das Wesentliche an der Schlängelbewegung ist gerade das Fortschreiten der Wellen. Wenn die vorderste Biegung von A, die mit 1 bezeichnet ist, in B bis 1′ fortgeschritten ist, so hat das etwa die gleiche Wirkung wie wenn eine Ruderplatte 1 von der Höhe des schlängelnden Körpers mit der gleichen Geschwindigkeit bis 1′ im Wasser rückwärts bewegt wäre, und ebenso 2 bis 2′ und 3 bis 3′. Da diese Ruderplatten schräg zur Bewegungsrichtung stehen, so kommt von ihrer Wirkung auf das Wasser für die Fortbewegung nur eine Komponente in Betracht, die senkrecht zur Bewegungsrichtung steht, und diese wirkt wie eine Ruderplatte, deren Höhe ebenfalls die des schlängelnden Körpers ist, deren Breite aber der Amplitude der Schwingungen gleichkommt. Der schlängelnde Körper wird also durch den Widerstand, den das Wasser dem Fortschreiten seiner Bewegungswellen entgegenstellt, vorwärts bewegt, und zwar in einer Richtung, die der Fortpflanzungsrichtung der Wellen entgegengesetzt ist.

Für die vorwärtstreibende Wirkung der Schlängelbewegung im Wasser ist es ohne Belang, in welcher Ebene die Schlängelung stattfindet, ob in einer horizontalen, wie beim Aal, Fadenwurm, oder in einer vertikalen, wie bei der Scholle und dem Blutegel, oder in einer beliebig schiefstehenden. Dagegen ist leicht zu erkennen, daß die Wirkung um so größer wird, je höher der schlängelnde Körper ist, d. h. mit je breiterer Fläche er das

Wasser schlägt, denn dann wird die Ruderplatte in unserer schematischen Darstellung höher, und je weiter der Ausschlag der Wellen, die Schwingungsamplitude ist, denn dann steigert sich die Breite der wirksamen Ruderplatte. Der Widerstand des Wassers wächst ja proportional der Oberfläche des bewegten Körpers. Ebenso muß die vorwärtstreibende Wirkung steigen mit der Zahl der Schlängelungswellen, die zu gleicher Zeit über den Körper hinziehen: denn das bedeutet eine Vermehrung der Ruderplatten; für die Schlängelbewegung ist daher große Körperlänge vorteilhaft. Von besonderer Wichtigkeit aber ist die Geschwindigkeit, mit der die Wellen dem Körper entlang laufen, d. h. in unseren Vergleich übersetzt die Geschwindigkeit, mit der die Ruderplatten durch das Wasser

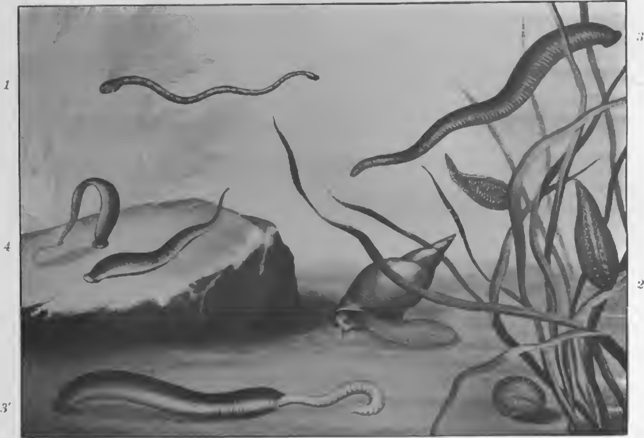


Abb. 114 Heimische Egel.

1 Fischegel (Piscicola geometra L.), schwimmend. *2* vier Rollegel (Glossosiphonia complanata L.), das oberste Tier mit Brut auf der Bauchseite, links eines eine Sumpfschnecke aussaugend, unten zusammengerollt. *3* Pferdeegel (Haemopis sanguisuga L.), schwimmend und *3'* einen Regenwurm verschlingend. *4* kleiner Pferdeegel (Herpobdella atomaria Carena) spannend.

gezogen werden; denn der Widerstand des Wassers steigert sich mit dem Quadrate der Geschwindigkeit des darin bewegten Körpers. Es kann daher bei einem Schlängler im Wasser die Beschleunigung der Fortbewegung auf sehr verschiedene Weise erreicht werden: einmal durch Vergrößerung der Ruderfläche, wie sie durch hohe Flossensäume (Fische, Wassermolche) und durch größere Amplitude der Schlängelwellen (vgl. den niedrigen Aal mit dem hohen Karpfen) erreicht wird; oder durch Vermehrung der Einzelwellen; das ist der Erfolg der bedeutenden Längenausdehnung bei so vielen schlängelnden Tieren; oder durch die Beschleunigung des Fortschreitens der Wellen, wie sie bei jedem fliehenden Fisch oder bei dem rundlichen Fischegel im Vergleich zu dem breiten Blutegel zu beobachten ist. Diese verschiedenen Mittel können in allerhand Kombinationen zusammenwirken oder einander vertreten.

Am reinsten tritt die Schlängelung als solche zutage, wenn der ganze Tierkörper in die Wellenbewegung eingeht. Dies ist bei vielen Würmern der Fall. Am bekanntesten dürfte das in der Vertikalebene schlängelnde Schwimmen der Egel sein (Abb. 114, *1* u. *3*); diese vermehren beim Schwimmen durch Kontraktion ihrer dorsoventralen Muskulatur die Breite ihrer Ruderfläche, was beim Fischegel (Piscicola) besonders auffällig am Mund- und Endsaugnapf hervortritt. Der kleine Borstenwurm Naïs des Süßwassers schlängelt in der Horizontalebene, wobei die geringe Breite der Ruderfläche durch große Amplitude der Schlängelwellen ersetzt wird (Tafel 10); auch die freilebenden Fadenwürmer und manche Mückenlarven bewegen sich ähnlich. Ganz besonders günstig ist für solche Bewegungsart eine Nacktschnecke des Meeres, Phyllirhoë bucephala Pér. (Abb. 115), gebaut, deren Körper ganz flachgedrückt ist, wobei er infolge des Wasserreichtums seiner Gewebe sehr durchsichtig wird.

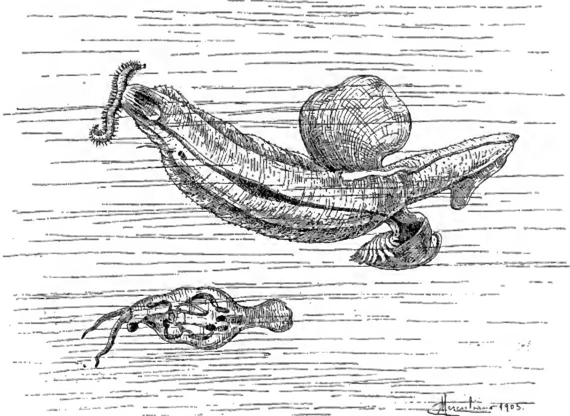


Abb. 115. Freischwimmende Schnecken.
Oben: Ruderschnecke Carinaria mediterranea Pér. Lsr., einen Ringelwurm (Alciopiden) ergreifend.
Unten: Phyllirhoë bucephala Pér.

Doch ist für das Zustandekommen der Fortbewegnng ein Schwingen des ganzen Körpers nicht nötig; es genügt häufig, wenn einzelne Teile in solche schlängelnde Bewegungen versetzt werden, Flossensäume oder flossenartige Anhänge. Auf solche Weise bewegen sich z. B. die zehnfüßigen Tintenfische (Tafel 3). Bei Sepia und ihren Verwandten ist es ein Flossensaum, der den Eingeweidesack seitlich und hinten umgibt; wenn das Tier ruhig im Wasser schwebt, laufen die Schlängelungswellen langsam auf der einen Seite von vorn nach hinten, auf der anderen von hinten nach vorn. Es würde also durch die ersten der Körper nach vorn, durch die letzteren nach hinten getrieben, so daß sich beide Bewegungsimpulse aufheben; zur Wirkung kommt nur eine kleine, nach oben wirkende Komponente, die das Tier schwebend erhält. Sobald aber das Tier sich fort-



Tintenfische. *1* Sepie (Sepia officinalis L.). *2* Pulp (Octopus vulgaris Lam.), unten auf den Armen laufend, oben durch Rückstoß schwimmend. *3* Kalmar (Loligo vulgaris Lam.).

bewegt, sieht man, wie sich die Schlängelwellen am Flossensaum in gleicher Richtung fortpflanzen, von vorn nach hinten bei Vorwärtsbewegung und umgekehrt beim Rückwärtsschwimmen. Auch die Kalmare, Loligo und Verwandte, schwimmen durch schlängelnde Bewegung seitlicher Flossen; nur ist die Länge der Flossen verhältnismäßig gering, dafür die Breite bedeutender und der Ausschlag sehr stark. Daß man es mit fortschreitenden Wellen zu tun hat, ist hier nicht so leicht zu erkennen wie bei Sepia, weil nicht mehrere Wellenberge zugleich an einer Flosse sichtbar werden. Aber die Höhe und Breite der wirksamen Ruderfläche bietet hier einen sehr gründlichen Ersatz für eine größere Zahl gleichartiger Wellen. Während Sepia nur zeitweise schwimmt und sich dabei immer nahe am Boden hält, sind die Kalmare Tiere des freien Meeres, die beständig in Bewegung bleiben; ja ihre Fortbewegung ist so kräftig, daß manche sich, ähnlich wie die fliegenden Fische, durch schräges Anschwimmen gegen den Wasserspiegel zuweilen bis zu einem halben Meter und höher in die Luft herausschnellen können, wobei sie sogar in einzelnen Fällen an Bord von Schiffen kommen. Auch Loligo kann die Richtung, in der die Wellen auf seinen Flossen fortschreiten, umkehren und so wechselweise vor- und rückwärts schwimmen. Schlängelnd geschieht auch die Bewegung der unpaaren Flosse bei den Schwimmschnecken (Heteropoden), z. B. Carinaria (Abb. 115); sie läuft in der Horizontalebene ab, wobei die Schnecke, die mit dem Rücken nach unten schwimmt, die Flosse aufwärts kehrt.

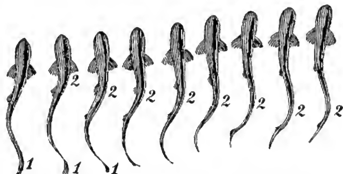


Abb. 116. Schwimmbewegungen des Katzenhaies. Das Fortschreiten der Wellen 1 und 2 über den Körper von vorn nach hinten ist deutlich erkennbar. Nach Momentaufnahme von Marey.

Die Fische bewegen sich ebenfalls durch Schlängelung im Wasser, und zwar ist entweder ihr Leib seiner ganzen Länge nach in schlängelnder Bewegung wie bei den aalartigen Fischen (Aal, Muräne u. a.), oder es beschränkt sich die Schlängelung mehr und mehr auf den Schwanz, während der Vorderkörper nur wenig hin- und herschwankt wie beim Haifisch (Abb. 116), dem Karpfen oder der Forelle. Die Bewegung erfolgt stets so, daß die Wellen senkrecht zur Medianebene des Tieres verlaufen, also bei den meisten Fischen in der Horizontalebene; eine Wellenbewegung in der Medianebene gibt es bei den Fischen nicht. So verlaufen zwar bei den flachen Schollen die Wellen in der Vertikalebene wie beim Blutegel, d. h. sie schwimmen mit der Breitseite nach oben; aber dabei steht eben ihre Medianebene horizontal, denn sie sind seitlich flachgedrückt (vgl. Abb. 45, S. 82). Die Rochen dagegen, die von der Rücken- zur Bauchseite abgeplattet sind, können die Abflachung ihres Körpers nicht für die Schlängelung nutzbar machen, sondern sie rudern auf geringe Strecken durch Seitwärtsbewegungen des flachgedrückten Schwanzes; bei kräftigerem Schwimmen dagegen bewegen sie die breiten Brustflossen schlängelnd mit weitem Ausschlag (Abb. 117), etwa wie ein Kalmar, aber ohne daß die Rumpf-Wirbelsäule sich an der Schlängelung beteiligt.

Bei allen Fischen, die sich durch Schlängelung des Körpers oder Schwanzes vorwärts treiben, sind die großen Seitenrumpfmuskeln das Bewegende, und diese sind daher sehr stark und gleichmäßig ausgebildet. Für den Erfolg der Schlängelung bietet eine flache, seitlich zusammengedrückte Gestalt große Vorteile; andererseits aber hat der Seitenrumpfmuskel günstigere Arbeitsbedingungen, wenn sich seine Hauptmasse in der Höhe der

Wirbelsäule konzentriert: das wirkt auf eine Vermehrung der Dicke des Fisches hin. Vermehrung der Muskulatur erhöht die Kraft und Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Wellen und bewirkt damit einen verhältnismäßig stärkeren Wasserwiderstand als Vermehrung der Höhe des Fisches. Die besten Schwimmer, wie Makrelen und große Haie, haben daher einen abgerundeten Körper. Ja in bewegtem Wasser ist eine abgeflachte Gestalt für einen Fisch ganz ungeeignet, da sie den verschieden gerichteten Bewegungen des strudelnden Wassers eine zu große Angriffsfläche bietet: in einem Gebirgsbache würde ein flacher Fisch um so leichter aus seiner Gleichgewichtslage gebracht und um die Längsachse gedreht werden, als er ja im Wasser „gewichtslos“ ist. Daher finden wir, daß in ruhigem Wasser Fische mit flachgedrücktem Körper häufig sind, wie das bei Karpfen, Karausche, Brachsen, Bitterling (Abb. 118A) und den Felchen (Coregonus) besonders auffällig hervortritt; im bewegten Wasser dagegen ist der Leib fast walzenförmig, so bei der Barbe, dem Greßling (Gobio gobio L.), der Ellritze (Abb. 118B) und der Forelle.

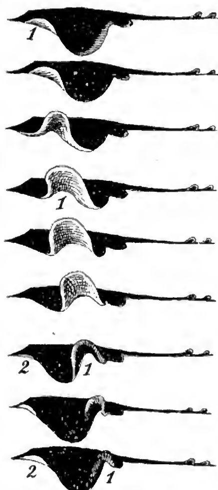


Abb. 117. Flossenbewegungen eines Rochen, zeigen das Fortschreiten der Wellen 1 und 2 von vorn nach hinten über die Flosse bei unbewegter Wirbelsäule. Nach Momentaufnahme von Marey.

Da der Schwanz für die meisten Fische das wichtigste Bewegungsorgan ist, so hat die Gestalt des Schwanzendes auf den Erfolg der Ruderschläge einen großen Einfluß. Wir unterscheiden dreierlei Formbildungen beim Fischschwanz (Abb. 119A—D). Bei Amphioxus, den Neunaugen, den Lungenfischen (A), dem Aal endet die Chorda bzw. Wirbelsäule hinten gerade und wird von einem zusammenhängenden Flossensaum umzogen: der Schwanz heißt diphyzerk; bei den Selachiern und vielen Schmelzschuppern ist das Ende der Wirbelsäule etwas nach oben gebogen, und der Flossensaum hat auf der Ventralseite eine besondere Breite: der Schwanz heißt heterozerk (B); bei den Knochenfischen ist das Ende der Wirbelsäule zwar ebenfalls aufgebogen, aber durch Flossenträger, die daran ansetzen, verbreitert, und die Anordnung der Schwanzflosse ist eine gleichmäßige, so daß äußerlich eine Symmetrie der Flosse hergestellt ist: der Schwanz heißt homozerk (C und D). Im ursprünglicheren Zustand bleiben dabei die letzten Schwanzwirbel getrennt (Amia, C); meist aber verwachsen sie zu einer einheitlichen Knochenspange (D). Die Knochenfische durchlaufen in ihrer Entwicklung alle diese Stufen: gleich nach dem Ausschlüpfen ist ihr Schwanz diphyzerk, wird dann heterozerk und schließlich homozerk (vgl. Abb. 46, S. 83). Die Schlängelung der homozerken Schwanzflosse wird um so wirksamer, je kräftiger der Flossenteil ist und je mehr er sich nach oben und unten erstreckt; daher ist bei den mächtigsten Schwimmern, den Makrelen und dem Schwertfisch, der Flossenteil halbmondförmig gestaltet und von großer Starrheit.

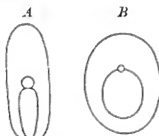


Abb. 118. Querschnitt durch den Bitterling (A) und die Ellritze (B).

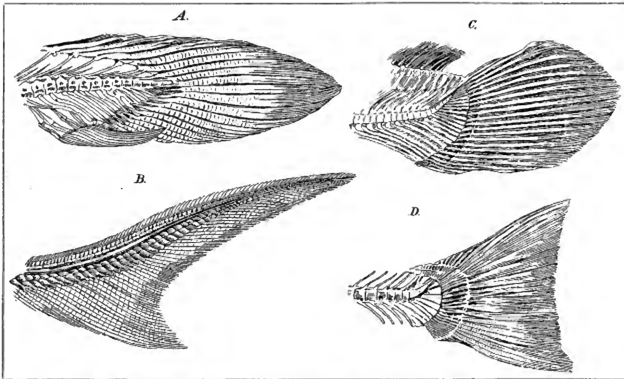


Abb. 119. Skelette der Schwanzflossen vom Djelleh (Ceratodus, A), Stör (Acipenser, B), Schlammfisch (Amia, C) und der Forelle (Salmo, D).

Die Asymmetrie der heterozerken Flosse macht sich für die Bewegung in bestimmter Weise geltend: da der dorsale Rand der Flosse, durch die Wirbelsäule gestützt, widerstandsfähiger ist als die ventrale „Fahne", so wird diese infolge des Wasserwiderstandes bei dem schlängelnden Hin- und Herschlagen des Schwanzes nachgeschleppt; gegen die abgebogene, schräggestellte Fahne übt nun der Wasserwiderstand (2) mit einer senkrechten Komponente (3) einen Druck nach oben aus, wodurch das Hinterende des Fisches gehoben und der Fisch um seinen Schwerpunkt derartig gedreht wird, daß sich sein Kopfende senkt (vgl. Schema Abb. 120A). Wenn der Fisch geradeaus schwimmt, hält er dieser Drehwirkung mit seinen Brustflossen das Gegengewicht. Jedenfalls aber ist das Schwimmen gegen den Boden durch diese Einrichtung der Schwanzflosse sehr erleichtert. So begegnen wir denn auch den heterozerken Schwanzflossen gerade bei den Fischgruppen, die meist als Grundfische leben und durch ihr unterständiges Maul zum Aufnehmen der Nahrung vom Boden eingerichtet sind, bei den Selachiern und Knorpelganoiden; durch das automatische Heben des Hinterendes wird zugleich die Schwanzflosse vor Anstoßen am Boden und damit vor Verletzungen bewahrt. Die Anpassung von Haien an pelagisches Leben darf sicher als neuerworben aufgefaßt werden.

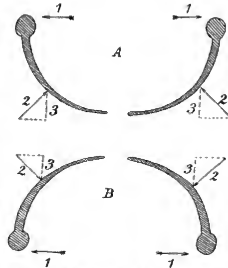


Abb. 120. Schema der Kraftwirkung an der heterozerken Schwanzflosse. A bei ventraler und B bei dorsaler Flossenfahne. Der Pfeil 1 zeigt die Bewegung der Flossenachse, Pfeil 2 die Richtung des Wasserwiderstandes senkrecht zur Fahne, der sich in zwei Komponenten, eine horizontale, von der Achsenbewegung überwundene, und eine vertikal (3) nach oben (A) bzw. unten (B) wirkende zerlegen läßt.

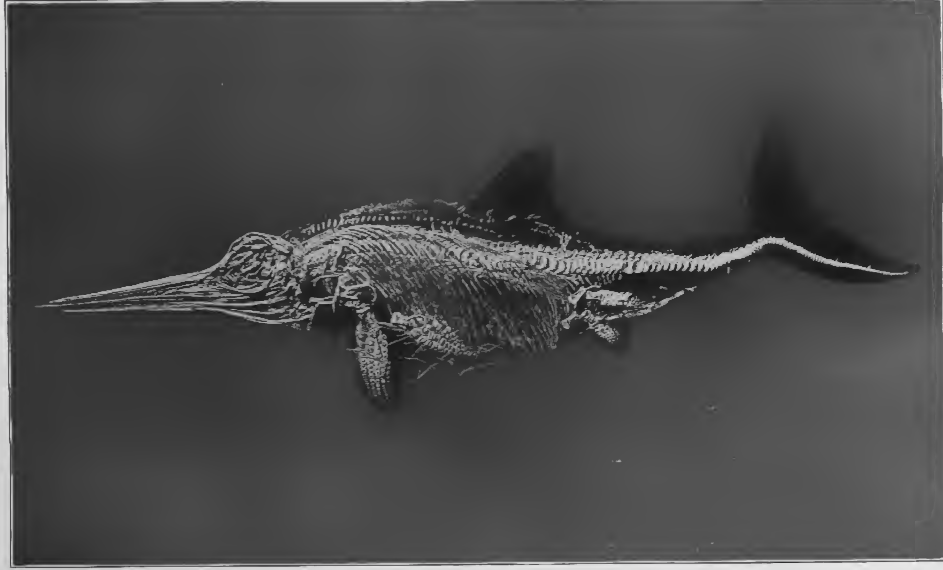
Eine Einrichtung nach der entgegengesetzten Richtung finden wir bei den ausgestorbenen meerbewohnenden Reptilien der Familie der Ichthyosaurier (Abb. 121). Man fand an ihren Skeletten die Wirbelsäule stets etwas vor dem Hinterende unter stumpfem

Winkel ventralwärts abgeknickt. Die Erklärung hierfür hat man bekommen, seitdem man an den Ichthyosauren von Holzmaden die Abdrücke der Weichteile entdeckt hat (Tafel 4): es setzt an der Abknickung eine dorsal gerichtete Flossenfahne an, so daß der Schwanz in umgekehrter Richtung als bei den Selachiern heterozerk ist. Durch den Wasserwiderstand wird hier also die nachschleppende Flossenfahne des Schwanzendes nach unten gedrückt, das Vorderende also gehoben, was für luftatmende Tiere von großer Bedeutung ist; das Hinunterdrücken des Hinterendes bewahrt zugleich die Schwanzflosse vor einem Auftauchen aus dem Wasser und vor Luftschlägen. Ähnlich haben auch andere wasser-



Abb. 121. Rekonstruktion von Ichthyosauriern (Ichthyosaurus quadriscissus Qu.) bei der Jagd auf Ganoidfische (Pachycormus)

bewohnende Luftatmer den beweglichen Abschnitt der Schwanzflosse dorsal von der Wirbelsäule, so die ausgestorbenen Meerkrokodile (Thalassosuchier), z. B. Geosaurus, die Krokodile und die Wasserschlange Platurus laticaudatus L. — In ähnlicher Weise wirkt der Schwanz des fliegenden Fisches Exocoetus (Abb. 122). Hier ist die in ihrer Anlage homozerke straffe Schwanzflosse tief gegabelt, und der ventrale Zipfel des Gabelschwanzes ist viel größer als der dorsale: es ist wahrscheinlich, daß dies Übergewicht der ventralen Hälfte zu einem Hinunterdrücken des Hinterendes und Emporheben des Vorderendes führt, wodurch dem Fisch automatisch die für das Herausschnellen aus dem Wasser erforderliche Richtung schräg gegen den Wasserspiegel gegeben wird. Er kann dann bei Verfolgung durch Feinde mit möglichst einfachen Mitteln zum rettenden Flug seine Zuflucht nehmen.



Ichthyosaurus quadriscissus Qu. aus dem unteren Jura, mit Erhaltung der Haut. (Exemplar der paläontologischen Sammlung in Tübingen.)

Rücken- und Afterflosse der Fische dienen ursprünglich der Verbreiterung der Ruderfläche beim Schlängeln. Dies wird aber mindestens für den vorderen Abschnitt der Rückenflosse illusorisch, wenn die Schlängelung mehr und mehr auf den Schwanz beschränkt wird. Indem aber diese unpaaren Flossen, durch starke Flossenstrahlen gestützt, eine bedeutendere Widerstandsfähigkeit erreicht haben, sind sie zu Kielen geworden, die die Richtung und Lage des Fisches zu erhalten streben; deshalb werden auch bei scharfen Wendungen die vordere Rückenflosse und oft auch die hintere und die Afterflosse niedergelegt und so ihr Widerstand gegen die Richtungsveränderung ausgeschaltet.

Die paarigen Flossen der Fische, die Brust- und Bauchflossen, sind für die Fortbewegung allermeist ganz ohne Bedeutung; doch sind sie wichtig als Steuer, um dem Körper eine steigende oder fallende Richtung zu geben, je nachdem sie dem entgegenste-



Abb. 122. Fliegender Fisch, Exocoetus volitans L.

henden Wasserwiderstand ihre Unter- oder Oberseite darbieten. Manche Fische, wie der Karpfen, brauchen sie auch als Ruder zu langsamer Rückwärtsbewegung. Daneben dienen Brust- und Bauchflossen der Erhaltung des Gleichgewichts. Bei vielen Fischen wird zwar die Rückenbauchlage einfach dadurch aufrechterhalten, daß der Schwerpunkt der Schwimmblase höher liegt als der Schwerpunkt des Körpers; solche Fische, zu denen Barsch, Schleie und Döbel (Leuciscus cephalus L.) gehören, befinden sich im stabilen Gleichgewicht und behalten, auch wenn man sie der Brust- und Bauchflossen beraubt, stets ihre Lage mit dem Rücken nach oben. Bei anderen dagegen, wo der Schwerpunkt der Schwimmblase tiefer liegt als der des Körpers, z. B. beim Ukelei (Alburnus alburnus L.) und der Plötze (Leuciscus rutilus L.) (Abb. 123) ist das Gleichgewicht bei ihrer gewöhnlichen Stellung labil: sie müssen balancieren und drehen sich nach Verlust jener Flossen leicht mit dem Bauche nach oben. Entsprechend den geringen

Leistungen, die ihnen obliegen, haben alle jene Flossen nur eine schwache und einfache Muskulatur, und ihre Befestigung am übrigen Skelett geschieht nur durch Weichteile.

Das ist ganz anders bei einigen Fischen, wo die Fortbewegung lediglich durch Schlängelungen der Rücken- und unter Umständen auch der Afterflosse sowie durch unterstützendes Schlagen der paarigen Flossen bewirkt wird, während die Körperachse völlig unbewegt bleibt oder doch wenigstens keine vorwärtstreibenden Bewegungen macht: so ist es bei dem Hornfisch (Balistes), dem Heringskönig (Zeus faber L.), den Panzerwelsen u. a., so ist es auch bei Seepferdchen und Seenadel (Hippocampus und Syngnathus). Das Skelett der Rückenflosse ist hier in viel wirksamerer Weise gestützt als bei anderen Fischen: die Flossenträger sind mit den Dornfortsätzen der Wirbelsäule durch Verknöcherung fest verbunden (vgl. Abb. 124 A u. B). Die Flossenmuskulatur ist stark entwickelt, findet am Skelett feste Stützpunkte, und beim Seepferdchen, wo sie genauer untersucht ist, zeigt sich ihr feinerer Bau für anhaltende Inanspruchnahme eingerichtet (vgl. oben S. 160). Die Kleinheit der Ruderfläche erfordert hier aber auch eine große Geschwindigkeit im Ablauf der Wellen, so daß die Flossenbewegungen bei allen diesen Fischen ungeheuer schnell, fast zitternd, geschehen. So schlägt beim Seepferdchen die Rückenflosse zwischen 15 und 25 mal in der Sekunde hin und her, und sind in jedem Moment etwa zwei ganze Wellen auf der Flosse sichtbar, die vom Kopfende gegen das Schwanzende ablaufen. Trotzdem ist die Geschwindigkeit hier nur gering: beim Hinauf- und Hinabschwimmen beträgt sie beim Seepferdchen nur 4 cm in der Sekunde.

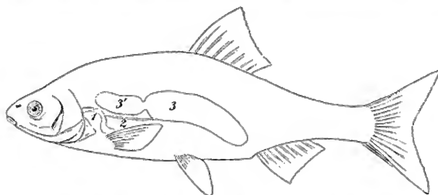


Abb. 123. Plötze mit eingezeichneter Schwimmblase.
1 Schlund; 2 Schwimmblasengang; 3 Schwimmblase, deren vorderer Abschnitt 3' durch eine Einschnürung von ihr abgeteilt ist.

Bei trägen Schwimmern kommt es kaum in Betracht, wie ihre Oberfläche beschaffen ist: sie kann hier rauh und uneben sein, wie bei Stören, Rochen, Karpfen. Dagegen finden wir bei den schnellsten Fischen eine ganz glatte Oberfläche mit sehr kleinen oder gar keinen Schuppen, so daß die Geschwindigkeit möglichst wenig durch gesteigerte Reibung herabgesetzt wird: so beim Lachs, dem Schwertfisch und dem Tunfisch und seinen Verwandten. Ja bei den letzteren sind sogar besondere Gruben vorhanden, in die Brust-, Bauch-, Rücken- und Afterflossen eingelegt werden können, so daß sie nicht über die Oberfläche vorspringen. Über die Geschwindigkeit der Fische fehlen uns zahlenmäßige Angaben. Nur vom Lachs ist durch Beobachtung ermittelt, daß er stromaufwärts in 24 Stunden 40 Kilometer zurücklegt, also in einer Sekunde 4,6 m; rechnet man die entgegenstehende Geschwindigkeit der Wasserströmung mit 1 m in der Sekunde, so ergibt sich eine Eigengeschwindigkeit von 5,6 m für den Lachs. Wie gewaltige Geschwindigkeiten bei solchen Meistern der Schwimmkunst erzielt werden können, erkennen wir aus den erstaunlichen Leistungen des Schwertfisches (Xiphias gladius L.). Es ist verbürgt, daß dieser Fisch einen badenden Mann mit seinem schwertförmigen Oberkiefer durchbohrt hat, und im Museum of the Royal College of Surgeons in London wird das Belegstück dafür aufbewahrt, daß ein Schwertfisch seine Waffe durch 35 cm Eichenholz stoßen konnte,

nachdem er vorher den Kupferbeschlag des Schiffes, 10 cm Planke und eine Lage Filz durchbohrt hatte.

Auch das Schwimmen der Wale beruht auf schlängelnder Bewegung wie das der Fische. Aber ihre Schwanzflosse, die das treibende Organ ist, steht wagrecht und wird in der Vertikalebene bewegt. Außer der Biegung und Streckung der knöchernen Achse, die durch das Ende der Wirbelsäule gebildet wird, nehmen auch die beiden seitlichen

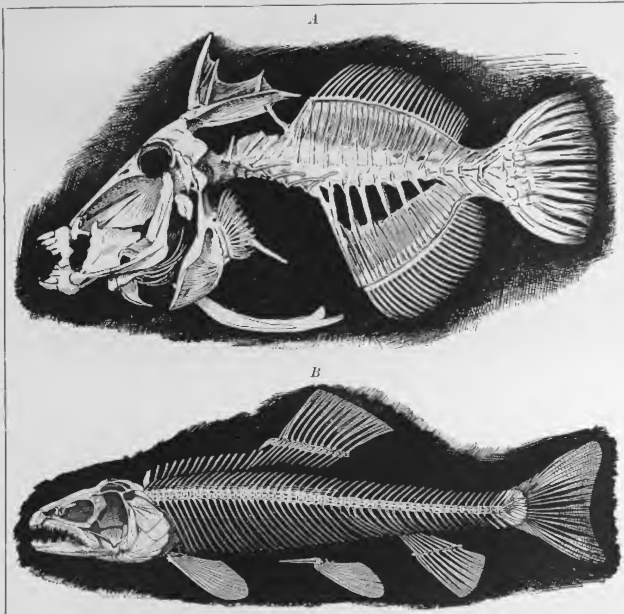


Abb. 121. Skelett vom Hornfisch (Balistes) (A) und von der Forelle (Salmo fario L.) (B). B nach Vogt.

Fahnen der Schwanzflosse an der Lokomotion tätigen Anteil: sie werden selbständig durch kräftige Muskeln in Bewegung gesetzt. Dadurch, daß die Schwanzflosse nach oben und unten ausschlägt, wird gewöhnlich auch der ganze Körper in diesem Sinne bewegt, und es kommt zu der für die Walbewegung charakteristischen welligen Bahn; mit jedem zweiten Flossenschlage wird der Kopf an die Oberfläche gehoben, und damit bekommt das auf Luftatmung angewiesene Tier Gelegenheit zum Atemholen. Der träge Grönlandswal (Balaena mysticetus Cuv.) macht auf diese Weise bei ungestörtem Schwimmen kaum mehr als 2 m in der Sekunde; die Finnwale (Balaenoptera) sind schneller; ja bei voller Flucht

können diese ihre Geschwindigkeit auf 5—7 m steigern; die Delphine dagegen erreichen eine noch viel höhere Geschwindigkeit.

Während die Schlängelbewegung bei den Wassertieren außerordentlich verbreitet ist, finden wir sie bei den Landtieren verhältnismäßig selten. Sie geht hier naturgemäß stets in der Horizontalebene vor sich. Wir finden sie besonders bei den Schlangen (Abb. 125), aber auch bei anderen fußlosen Reptilien und Amphibien, wie Blindschleichen und Blindwühlen. Sie dient aber auch den mit schwachen Füßen versehenen Skinken und Salamandern zur Unterstützung der Fortbewegung, um so mehr, je schwächlicher ihre Füße sind. Bei der Schlängelung des gesamten Körpers ist eine große Länge desselben von Vorteil, weil dadurch die Zahl der Schlängelwellen vermehrt wird (vgl. oben); so besitzen alle diese Tiere, besonders die Schlangen, im Verhältnis zu ihrer Breite eine bedeutende Länge; bei der Blindschleiche kommt diese durch Verlängerung des Schwanzes zustande, der die Länge des Rumpfes übertrifft (vgl. S. 145).

Aber die Schlängelung allein vermag nicht genügend zu fördern ohne Hinzutreten besonderer Hilfsmittel. Die Blindschleiche z. B. kommt auf einer glatten Straße, wo sie nicht genügend Widerstand findet, viel langsamer vorwärts als auf bewachsenem Boden. Bei den Schlangen dagegen sind Einrichtungen vorhanden, die den Widerstand, den der schlängelnde Körper am Boden findet, erhöhen (Abb. 126). Die Haut nämlich sitzt der Leibeswand an den Seiten und am Bauch sehr locker an, so daß sie sich gegen dieselbe verschieben kann. In der Haut stecken die den Körper überziehenden Schuppen und ragen nur mit ihrem hinteren Rande ein Stück weit aus ihr hervor; auf der Bauchseite sind bei den meisten Schlangen die Schuppen breiter und nehmen fast die ganze Fläche ein, die gewöhnlich mit dem Boden in Berührung kommt: man nennt sie Bauchschienen (Abb. 126 A). An diesen und an den benachbarten Schuppenreihen greift nun eine starke Hautmuskulatur an, die sich vom Hals bis zum After erstreckt; auf der Rückenseite fehlt sie. Die Hautmuskeln verbinden teils die aufeinander folgenden Bauchschienen bzw. Schuppen miteinander (D *3''*), teils gehen sie von dort nach hinten und vorn zu den Rippen (D *3* und *3'*). Die Muskeln von Schiene zu Schiene richten bei ihrer Zusammenziehung die vordere Schiene auf, so daß sie senkrecht zur Unterlage steht, und ziehen die folgende an sie heran; indem dann durch Muskelzug von seiten der zu den Rippen gehenden Muskeln die Schiene wieder niedergelegt wird, rückt der Körper um ein kleines Stück vorwärts (*e*). In der gleichen Weise wirken zahlreiche Schienen, und durch die Haut-Rippenmuskeln (*3*) wird der Leib nachgezogen, oder es wird, wenn dieser fixiert ist, die Haut nach vorne gezogen, um dann durch Aufrichtung ihrer Schienen wieder neue Stützpunkte für die Vorwärtsbewegung zu gewinnen. Auf diese Weise wird die Schlängelbewegung nachdrücklich unterstützt. Mit der Wichtigkeit der Rippen für die Lokomotion hängt es zusammen, daß sie bei den Schlangen über die ganze Länge des Rumpfes bis zu dem weit hinten gelegenen After gut ausgebildet sind (Abb. 127). Man kann aber auch Schlangen ohne Schlängelung, mit ausgestrecktem Körper, fortschreiten sehen, etwa beim Kriechen durch ein enges

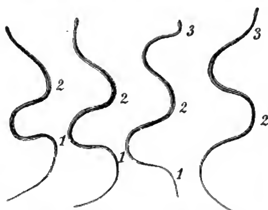


Abb. 125. Schlängelung der glatten Natter (Coronella austriaca Laur.).
Man sieht, wie die Wellenberge *1*, *2* und *3* über den Körper nach hinten fortschreiten.
Nach Momentaufnahmen von Marey.

Loch, das für die Schlängelbewegung keinen Platz bietet; nur ist die Bewegung langsamer als bei Schlängelung. Wenn man einer so „kriechenden“ Schlange die Hand in den Weg legt, so fühlt man die Ränder der Bauchschienen, die aufgerichtet und wieder angelegt werden. Eine solche Fortbewegung ohne Schlängelung ist die regelmäßige Bewegungsart der unterirdisch lebenden Blindschlangen, der Typhlopiden, die im Boden wühlend ihren Weg finden wie Regenwürmer. Bei ihnen sind keine Bauchschienen vorhanden, sondern der ganze Körper ist mit Schuppen bedeckt (Abb. 126 B); aber auch die Hautmuskulatur ist über die ganze Innenfläche der Haut verbreitet und nicht auf die Bauchseite beschränkt: denn bei der Lebensweise dieser Schlangen finden auch die Rückenschuppen Stützpunkte zum Anstemmen; so erinnert die Einrichtung an die ringsum gehenden Borstenkränze der Regenwurmgattung Perichaeta.

Die Geschwindigkeit der Schlangen beim Gleiten ist erstaunlich. Durch einen Menschen sind die meisten von ihnen auf der Flucht nicht einzuholen, ja manchen kann man kaum mit dem Auge folgen; es ist in den Tropen bekannt, daß eine fliehende Schlange einen Menschen umstoßen kann. Das gilt allerdings für unsere heimischen Schlangen nur in beschränktem Maße. In unseren gemäßigten Breiten sind die Reptilien eigentlich Fremdlinge, zu voller Lebensentfaltung fehlt ihnen die nötige Wärme. So sagt Lenz von ihnen: „Keine Schlange bewegt sich so schnell, daß man nicht, ohne zu laufen, nur mit starken Schritten nebenher gehen könnte. Verhältnismäßig sind sie langsamer als Eidechsen, Frösche, Mäuse u. dgl.“

In andrer Richtung sind manche Wasserschlangen angepaßt. Viele Schlangen halten sich nur zeitweilig im Wasser auf, wo sie wegen der in den Lungen enthaltenen Luft nicht untersinken, zu anderen Zeiten gehen sie ans Land; so macht es unsre Ringelnatter, so auch unter den Seeschlangen Platurus, die zwar mit einem seitlich abge-

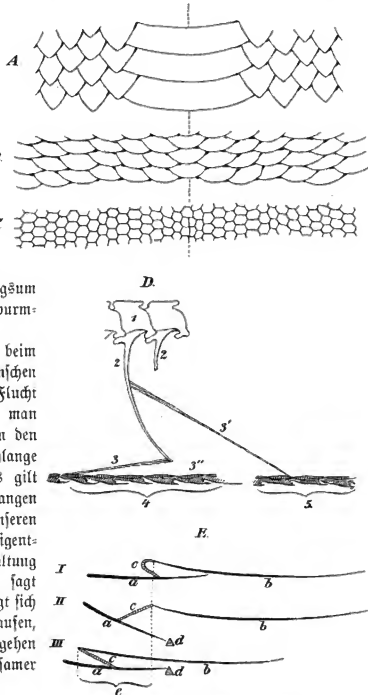


Abb. 126. Bewegungsorgane der Schlangen.
A—C Anordnung der Schuppen und Schienen bzw. Schilder auf der Bauchseite *A* der Ringelnatter (Tropidonotus), *B* der Wurmschlange (Typhlops) und *C* der Seeschlange (Hydrus). *D* Hautrippenmuskulatur der Schlangen. *1* Wirbel, *2* Rippen, *3* Muskel von den Rippen zu den Bauchschildern *4*, *3'* dgl. zu seitlichen Schuppen *5*, *3''* Hautmuskeln. *E* Die verschiedene Lage der Schienen *a* und *b* zueinander bei der Bewegung. In *I* ist die Verbindungshaut der Schienen *c* locker, in *II* ist Schiene *a* aufgerichtet und vorgezogen und stützt sich mit ihrer Kante gegen das Hindernis *d*, in *III* ist die Schiene *a* niedergelegt und die Schiene *b* nachgezogen, letztere ist dabei um die Strecke *e* vorwärtsgekommen. Nach Bussa.



Abb. 127 Röntgenaufnahme einer Ringelnatter (Tropidonotus natrix Boie).

platteten Ruderschwanz ausgestattet ist, aber doch auch Bauchschienen mit Hautmuskeln besitzt wie eine Landschlange. Bei der nie ans Land gehenden Seeschlange Hydrus (Abb. 128) dagegen ist die Hautmuskulatur fast völlig rückgebildet, und ihr Körper ist nicht mit freirandigen Schuppen, sondern mit sechseckigen Schilden bedeckt, die überall fest anliegen (Abb. 126C): dies allein schon wäre ein deutlicher Hinweis



Abb. 128. Seeschlange (Hydrus platurus L.) im Meere schwimmend.

auf die Wichtigkeit der Bauchschienen und der Hautmuskulatur für die Bewegung auf festem Boden.

Auch den kletternden Baumschlangen kommt nur eine ganz rudimentäre Hautmuskulatur zu; aber sie zeigen dafür eine andre, für ihre Bewegungsart sehr wichtige Anpassung. Ihr Körper ist außerordentlich lang und dünn; sie sind richtige Schlinger, die durch Umwicklung Zweige fassen und den Körper nachziehen. Ein Abgleiten verhindern die winkligen Kanten oder Kiele, die zu beiden Seiten der Bauchschienen hinlaufen. Wie beweglich ihr Leib ist, geht auch daraus hervor, daß sie mehrere Beutestücke zugleich mit verschiedenen Teilen ihres Körpers umringeln und festhalten oder erdrücken können.

So finden wir bei den Schlangen, obgleich ihnen wahre Gliedmaßen fehlen, eine geradezu wunderbare Bewegungsfähigkeit: sie gleiten, sie wühlen, sie klettern, sie schwimmen. Und alles das dank der weitgehenden Segmentierung und daher Beweglichkeit ihrer Wirbelsäule und der wunderbaren Anpassung ihrer Muskulatur.

c) Die Bewegung mit Hilfe von Hebelgliedmaßen.

Der Bewegung mit hebelartig wirkenden Gliedmaßen, die wir als die erfolgreichste aller Bewegungsarten ansehen müssen, begegnen wir aus naheliegenden Gründen nur bei Tieren, die ein Skelett besitzen, mag es nun ein äußeres oder inneres sein. Wenn wir von den Stachelhäutern absehen, bei denen die Stacheln einiger Seeigel und die Cirren auf der aboralen Fläche der Haarsterne als bewegende Hebel wirken (vgl. oben S. 186), so sind es nur die Gliederfüßler und die Wirbeltiere, die mit gegliederten hebelartig wirkenden Gliedmaßen ausgerüstet sind, deren Anordnung bei ihnen stets paarig ist. In unendlicher Mannigfaltigkeit sind die Gliedmaßen hier ausgebildet und dienen nicht nur der Bewegung auf fester Unterlage, sei es dem Laufen, Springen oder Hüpfen, sondern auch dem Schwimmen im Wasser und dem Fliegen in der Luft.

α) Das Schwimmen mit Hebelgliedmaßen.

Da diese beiden Tierstämme in gleicher Weise von Wassertieren abstammen, so kann es uns nicht wundernehmen, daß in beiden Fällen Ruderorgane den Ausgang für die Entstehung der paarigen Gliedmaßen bildeten. Bei den niedersten Vertretern beider Stämme, den niedren Krebsen und den Fischen, werden diese auch noch zum Rudern benutzt.

Die Grundform des Beines der Gliederfüßler ist eine gegabelte Gliedmaße, der sogenannte Spaltfuß, bei dem sich an den mit dem Körper gelenkig verbundenen Stamm zwei gegliederte Äste, ein Innen- und ein Außenast, ansetzen. Jedes Körpersegment eines Gliederfüßlers kann ein Paar solcher Gliedmaßen tragen, und wenn dieselben auch häufig an einer Anzahl Segmenten verschwunden sind, so ist doch die segmentale Anordnung mit höchster Wahrscheinlichkeit der ursprüngliche Zustand. Die Gliederfüßler haben in ihrer Organisation zahlreiche Vergleichspunkte mit den Ringelwürmern; man darf wohl auch die segmentalen Parapodien der letzteren, die an jedem Segment in einem Paare vorkommen und die beiden Borstenbündel der betreffenden Seite tragen, als die Organe ansehen, aus denen die Spaltfüße entstanden sind (vgl. Abb. 64. S. 100). Diese sind denn



Abb. 129. Schema der Entstehung der paarigen Gliedmaßen aus paarigen Flossensäumen bei den Vorfahren der Lurchfische und Amphibien. 1 Vorder-, 2 Hintergliedmaßen. Nach C. Rabl.

auch an allen Segmenten ursprünglich Bewegungsorgane, und auch am Vorderende, wo sie beim fertigen Krebs zu Sinnes- oder Freßwerkzeugen umgebildet sind, bilden sie doch bei der Naupliuslarve (Abb. 66, S. 101) Ruder zur Fortbewegung.

Die zwei Gliedmaßenpaare der fingertragenden Wirbeltiere und die paarigen Flossen, die allen Fischen mit Ausnahme des Amphioxus und der Cyklostomen zukommen, sind wohl sicher untereinander gleichwertig. Aber es ist damit durchaus nicht gesagt, daß jene sich aus irgendeiner Flossenform der jetzigen Fische entwickelt hätten; vielmehr dürften beide auf die gleiche Grundlage zurückgehen. Wie diese Grundlage beschaffen war, dafür haben wir keinen sicheren Anhalt; von den verschiedenen Hypothesen, die das Entstehen der Wirbeltiergliedmaßen erklären sollen, scheint uns die von Balfour aufgestellte und von C. Rabl modifizierte Seitenfaltentheorie am besten begründet zu sein. Die Ähnlichkeit, die im Skelettbau der paarigen und der unpaaren Flossen besonders bei den Selachiern besteht, macht es wahrscheinlich, daß beide auf die gleiche Weise entstanden sind, daß sich also die paarigen Flossen ebenso aus Hautfalten entwickelt haben wie die unpaaren. Ihre embryonale Anlage ist auch jetzt noch nicht auf ein einzelnes Körpersegment beschränkt, sondern es beteiligen sich an ihrem Aufbau eine Anzahl hintereinander gelegener Segmente. Die gleiche Bedeutung wie die balancierenden paarigen Flossen konnte für das Schwimmen der Fische ein an der Körperseite entlang ziehender Flossensaum haben (Abb. 129). Von diesem erhielten sich nur das vordere und das hintere Ende, die durch Skeletteile schon vorher gefestigt waren, wie ja auch der ursprünglich

zusammenhängende unpaare Flossensaum in mehrere Rückenflossen, die Schwanzflosse und die Afterflosse zerfällt. Von einem ebensolchen paarigen Flossensaum leiten sich auch die Gliedmaßen der fingertragenden Wirbeltiere ab; indem nur das wegen seiner Stützaufgabe durch Skeletteile gefestigte Vorder- und Hinterende des Flossensaums bestehen blieb, erklärt sich die Vierzahl dieser Gliedmaßen. Die Vorder- und Hintergliedmaßen sind also aus gleicher Grundlage entwickelt, und so erklärt sich uns ihre große Ähnlichkeit im Aufbau, die wir schon oben betrachtet haben.

Die Gliedmaßen der Gliederfüßler sind bei vielen Krebsen noch in ihrer ursprünglichen Verwendung als Ruder verharrt und haben dann die Spaltfußform beibehalten, oder aber sie sind wieder zu Rudern geworden, wenn luftatmende Gliederfüßler nachträglich wieder zum Leben im Wasser übergegangen sind. Ebenso gibt es fingertragende Wirbeltiere, die sich wiederum dem Wasserleben angepaßt und deren Gliedmaßen entsprechende Umänderungen erfahren haben. Ein Ruder wird um so kräftiger wirken, je größer seine Fläche ist. Die Vergrößerung der Fläche kommt häufig so zustande, daß die Gliedmaßen plattgedrückt sind, wie das bei den Spaltfüßen der Krebse und bei den Gliedmaßen der Seeschildkröten und der Wale so auffällig ist. Oft wird die Verbreiterung durch einen Saum steifer Borsten bewirkt, wie bei vielen Krebsen und vor allem bei Wasserinsekten und Wassermilben. Auch unter den Säugetieren kommt das vor: bei der Wasserspitzmaus stehen am Außenrande der Hinterfüße Reihen steifer Borsten. Gewöhnlich aber geschieht die Herstellung des Ruderfußes bei den Wirbeltieren, von den Amphibien bis zu den Säugern, durch sogenannte Schwimmhäute, Hautfalten zwischen den Fingern oder Zehen, die durch Spreizen derselben ausgespannt werden.

Die Handhabung des Ruders ist nur dann von Erfolg, wenn es bei der Rückwärtsbewegung möglichst großen, bei der Vorwärtsbewegung jedoch, der Rückkehr in die Ausgangsstellung, möglichst geringen Widerstand findet; der Mensch, der ein Boot rudert, erhebt daher beim Vorwärtsführen sein Ruder in die Luft; er könnte es auch mit der scharfen Kante nach vorn durch das Wasser führen. Bei den Krebsen ist diese Aufgabe durch die Gliederung des Ruders gelöst: die Gelenke der einzelnen Glieder haben ihren Drehpunkt an der Hinterfläche des Ruders, so daß eine Bewegung derselben nur nach hinten, nicht nach vorn möglich ist; so stellt sich automatisch das Ruder beim Rückwärtsführen durch den Widerstand des Wassers fest, beim Vorwärtsziehen dagegen beugen sich die Gelenke durch den von vorn wirkenden Wasserdruck, und das Ruder wird, ohne großen Widerstand zu finden, durch das Wasser gezogen.

Bei den meisten Schwimmern unter den Krebsen haben die Beine die Gestalt von Spaltfüßen beibehalten; bei den Fußgängern dagegen ist diese Form durch Verschwinden des Außenastes vereinfacht. Die Entomostraken, die niederen Krebse, bewegen sich nie eigentlich gehend, auch wenn sie an den Grund des Wassers gebunden sind, sondern sie krabbeln oder kriechen; hauptsächlich aber besteht ihre Fortbewegung im Schwimmen, und manche von ihnen sind recht kräftige Schwimmer. Ein nahezu gleichmäßiges Dahinschwimmen wird bei ihnen durch die Bewegungen der Thoraxfüße erreicht, die stets als Schwimmfüße ausgebildet sind, bei den festsitzenden und schmarotzenden Formen wenigstens während des freibeweglichen Larvenzustandes. Zu kräftigeren Bewegungen dienen den Wasserflöhen (Daphniden) und besonders den Hüpferlingen (Kopepoden) die großen Antennen. Bei den Kopepoden ist die Schwimmfähigkeit direkt abhängig von der Länge der Vorderantennen (Abb. 130): die auf den Boden der Gewässer beschränkten, meist in Wasserpfützen und -gräben vorkommenden Canthocamptus-Arten (A) mit ihren kleinen

Antennen bewegen sich eher schlängelnd als richtig schwimmend; von der Gattung Cyclops (B) besitzen Pfützenbewohner wie C. fimbriatus Fisch. und C. bisetosus Rehb. Antennen, die ein Viertel bis ein Drittel von der Länge des Körpers messen, während sie bei den im freien Wasser vorkommenden Arten (C. fuscus Jur. u. a.) über halb so lang als der Leib sind; die überaus beweglichen, in mächtigen Sprüngen schwimmenden Diaptomus-Arten (C) unserer Teiche und Seen endlich besitzen Ruderantennen, die nach hinten gelegt oft bis ans Hinterleibende, ja noch über dieses hinaus reichen, und unter den Kopepoden des Hochseeplanktons gibt es Formen, deren Antennen mehreremal so lang sind als der Körper.

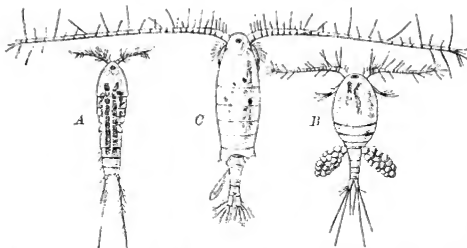


Abb. 130. Drei Kopepoden.
A Canthocamptus trispinosus Brady ♀; *B* Cyclops albidus Jur. Weibchen mit Eiersäckchen; *C* Diaptomus gracilis Sars Weibchen mit Spermatophore links am Abdomen. Nach Schmeil.

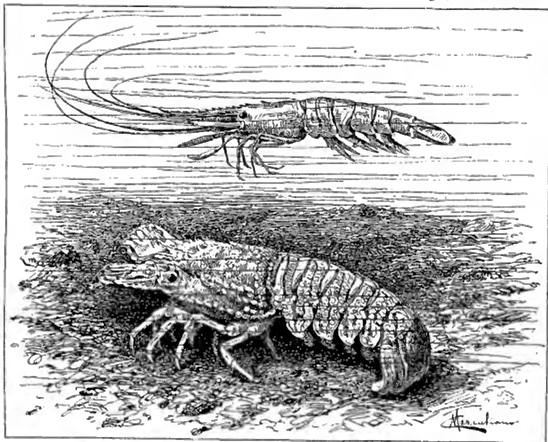


Abb. 131. Steingarneele (Palaemon serratus Fab.), ein Schwimmer, oben und Bärenkrebs (Scyllarus arctus Fab.), ein Fußgänger, unten.

Unter den höheren Krebsen sind die Spaltfußkrebse (Schizopoden) gewandte Schwimmer; bei ihnen stehen alle Füße im Dienst dieser Bewegung. Die Heuschreckenkrebse (Stomatopoden) dagegen und die Garneelen (Penaeiden und Crangoniden) unter den Zehn-

füßern schwimmen nur mit Hilfe ihrer Hinterleibsfüße, während die Thoraxfüße zu Gang- und Scherenfüßen umgewandelt sind; ihr Schwimmen ist nicht sehr kräftig: bei den Heuschreckenkrebsen geschieht es nur gelegentlich, unter den Zehnfüßern reicht die Schwimmfähigkeit nur für kleine, zierliche Formen (Abb. 131) aus, die selten über 10 cm Länge erreichen. Kraftvollere Bewegungen vollführen sie, wie auch unser Flußkrebs, der Hummer und andere Fußgänger unter den langschwänzigen Zehnfüßern, durch Schlagen mit dem muskulösen Hinterleibe. Die Beugemuskeln des Hinterleibes oder „Schwanzes", wie die Krebsesser sagen, sind sehr viel stärker als die Strecker; der wirksame Schlag geschieht daher durch plötzliches Einbiegen des Hinterleibes, wobei das abgeflachte Beinpaar des vorletzten Hinterleibsringes gespreizt wird und mit dem Endring eine breite Schwanzflosse bildet, und der Krebs wird dadurch nach rückwärts geschnellt. Diese Bewegung ist bei unserem Flußkrebs die schnellste, die ihm zur Verfügung steht: er bedient sich ihrer daher stets auf der Flucht. Unter den Krabben, die ganz aufs Gehen eingerichtet erscheinen, gibt es einzelne Schwimmer, die sich dazu des blattartig verbreiterten letzten Thoraxfußpaares bedienen; wie sie laufen, so schwimmen sie auch seitwärts, wobei die vorderen Füße der vorangehenden Seite eingeschlagen, die der anderen gestreckt nachgezogen werden. — Bei den Wasserinsekten ist es meist das hintere Fußpaar, das zu Rudern umgewandelt ist, während schwimmende Spinnentiere, wie die Wasserspinne (Argyroneta) und die Wassermilben sich unter Strampeln mit allen vier Beinpaaren fortbewegen.

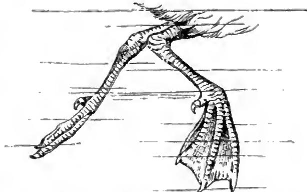


Abb. 132. Füße des Schwans beim Rudern. Der rechte wird zurückgeführt, der linke wird vorgezogen. Nach Pettigrew.

Von den fingertragenden Wirbeltieren schwimmen manche mit breitgedrücktem Ruderschwanze ausgerüstete Formen, wie Wassermolche und Krokodile, durch Schlängelbewegungen ihres Hinterendes wie die Fische, wobei sie die Vorderbeine an den Leib anlegen, die Hinterbeine als Steuerruder ausstrecken. Meist aber dienen als Ruder die Gliedmaßen, deren Finger und Zehen durch Schwimmhäute verbunden sind: so bei den Froschlurchen, den Wassersäugern wie Schnabeltier, Biber, Fischotter und Robben, und bei den auf dem Wasser schwimmenden Vögeln: es werden dann beim Rückführen des Fußes die Zehen gespreizt und durch Ausspannen der Schwimmhaut ein Ruder geschaffen, beim Vorziehen werden die Zehen zusammengelegt und damit der Wasserwiderstand vermindert (Abb. 132). Viele Sumpfvögel und die Lappentaucher (Steißfüße) haben nur Hautsäume um die Zehen, die sich automatisch ausbreiten und zusammenlegen: da sie sich nur nach der Sohlenseite des Fußes, nicht aber nach dessen Rücken anlegen können, werden sie durch den Wasserwiderstand beim Rudern von selbst ausgebreitet bzw. zusammengefaltet.

Aus der Umbildung der Gliedmaßen läßt sich deutlich ablesen, wie sehr ein Wirbeltier dem Wasser angepaßt ist: Wasserfrosch und Unke, die sich sehr behende im Wasser bewegen, haben viel größere Schwimmhäute als Grasfrosch und Kröte, die fast nur zur Begattungszeit das Wasser aufsuchen. Derartig umgewandelte Füße dienen gleicherweise dem Gehen und Springen auf dem Lande wie dem Schwimmen im Wasser. Da aber, wo ein Lufttier ganz zum Wasserleben übergeht und selten oder gar nicht mehr ans Land kommt, sind die Gliedmaßen meist viel weiter umgebildet und zur Bewegung auf dem

Lande oft unbrauchbar geworden. Bei den ausgestorbenen Ichthyosauren und Plesiosauren, bei den Seeschildkröten, den Robben und Walen sind die Finger und Zehen mehr oder weniger fest verbunden und der Schaft der Gliedmaßen meist stark verkürzt. Die Seeschildkröten und Ohrenrobben können den Körper mit Hilfe der Gliedmaßen tragen, aber ziemlich ungeschickt. Die übrigen Robben dagegen sind unfähig, sich am Lande vom Boden zu erheben: ihre Hinterbeine stehen ganz am Ende des Körpers und bilden zu-



Abb. 133. Wasserstar (Cinclus merula J. C. Sch.), rechts tauchen.

sammen eine Ruderfläche, die, in gespreizter Haltung ausgestoßen, das Tier vorwärts treibt. Bei den Walen endlich hat der Schwanz die Rolle des Ruders übernommen; die zuweilen durch die riesigen Finger mächtig verlängerten Vordergliedmaßen dienen wie bei den Fischen als Steuer, die hinteren dagegen sind völlig verschwunden bis auf geringe Skelettreste.

Alle luftatmenden Wasserwirbeltiere werden durch den Luftgehalt ihrer Lungen im Wasser getragen wie die Fische durch die Schwimmblase. Bei den Vögeln aber ist die Leichtigkeit des Körpers so groß, daß sie im Wasser nur wenig einsinken: hier sind nicht bloß die Lungen mit Luft gefüllt, sondern auch die an sie anschließenden umfangreichen

Luftsäcke, deren Ausläufer sich bei vielen Vögeln bis in die Hohlräume der Knochen erstrecken, und zwischen den Daunen des lockeren Untergefieders ist eine Menge Luft enthalten. Gegen das Naßwerden sind die Federn durch das ölige Sekret der Bürzeldrüse geschützt, das mit Hilfe des Schnabels aufgetragen wird. Um untertauchen zu können, müssen daher die Schwimmvögel einen großen Auftrieb überwinden; es kostet sie Anstrengung, ja für manche ist es eine Unmöglichkeit: Schwäne, Albatroß, Pelikan können überhaupt nicht tauchen. An den Hausenten beobachten wir, daß sie sich aufrichten und mit einem Ruck untertauchen; sie kommen aber dabei nicht ganz unter Wasser, und an den fortgesetzten Ruderbewegungen der Beine sehen wir, daß sie sich mit Kraftaufwand in dieser Lage halten müssen. Sturmvögel, Möwen, Seeschwalben, Fischadler sind Stoßtaucher, d. h. sie können nur dank der Geschwindigkeit, die sie im Fluge erlangt haben, in das Wasser tauchen, und da diese lebendige Kraft schnell durch den Widerstand des Wassers aufgezehrt wird, können sie nicht tief tauchen. Meister im Tauchen sind dagegen die Tauchenten, Alken, Steißfüße und Pinguine. Die Tiefe, bis zu der z. B. die Eiderente taucht, wird auf 100 m berechnet. Diese Taucher sind für solche Lebensweise besonders eingerichtet: ihr Federkleid liegt dicht an, besonders bei Steißfüßen und Pinguinen, so daß nur wenig Luft zwischen den Federn bleibt — der dadurch verminderte Wärmeschutz wird durch ein dickes Fettpolster unter der Haut ersetzt; ihre Knochen enthalten keine Lufträume, höchstens im Schädel ist ein wenig Luft vorhanden. Ferner aber sind ihre Bewegungseinrichtungen sehr vervollkommnet: die Beine sind kurz und weit hinten eingelenkt — daher das ungeschickte Gebaren auf festem Boden und die aufrechte Haltung beim Stehen —, die Zehen mit ihren Schwimmhäuten dagegen sind lang; bei den Steißfüßen und Pinguinen werden sogar die Flügel zum Rudern unter Wasser benutzt (vgl. Taf. 1) und die Beine dann nur als Steuer gebraucht. Dabei erreichen sie eine bedeutende Geschwindigkeit: den Haubensteißfuß sah Alfr. Brehm beim Schwimmen unter Wasser mit einem Dampfschiffe gleichen Schritt halten.

Der Eisvogel, der in unseren fließenden und stehenden Gewässern den Fischchen nachstellt, ist ein Stoßtaucher: er stürzt sich von erhöhtem Sitz herab ins Wasser und taucht nur momentan. Der Wasserstar dagegen vermag 15 bis 20 Sekunden unter Wasser zu verweilen, und es erscheint rätselhaft, wie der kleine Vogel sich so lange unter der Oberfläche halten kann. Genauere Beobachtung klärt uns darüber auf: der Wasserstar lebt nur an lebhaft fließendem, flachem Wasser und läuft auf dem Grunde mit vorgestrecktem Kopfe und oft noch mit ausgebreiteten Flügeln dem Strome entgegen (Abb. 133); so wird er durch den Druck des Wassers, der auf Rücken und Flügel wirkt, unten gehalten. In ruhigem Wasser kann er nicht tauchen und käme somit nicht zu seiner Nahrung wie Insektenlarven, zuweilen auch kleinen Fischchen, die er am Boden des Wassers sucht. Daher ist sein Aufenthalt auf kleine, lebhaft fließende Wasserläufe und somit meist auf gebirgige Gegenden beschränkt. —

β) Springen, Laufen, Klettern.

Die Bedingungen für die Bewegung auf festem Untergrund sind durchaus andere als für die freie Schwimmbewegung im Wasser oder auch für das Fliegen in der Luft: hier ist das Medium, das den Widerstand für das Anstemmen der Gliedmaßen liefert, das gleiche, dessen Widerstand auch die Geschwindigkeit der erreichten Bewegung herabsetzt; dort aber liefert die feste Unterlage einen Rückhalt für die vorwärtsschiebenden und -ziehenden Gliedmaßen, der viel bedeutender ist als der Widerstand des den Körper um-

gebenden Mediums, sei es Wasser oder Luft. Bei der Bewegung mit Gliedmaßen auf festem Boden fallen also jene Bedingungen fort, die den Bau der Ruder im Wasser — und auch in der Luft — beherrschen, daß nämlich die Vorwärtsbewegung der Gliedmaßen weniger Widerstand finden muß als die Rückwärtsbewegung. Die Anforderungen sind einfacher und der Bau der Bewegungsorgane daher viel mannigfaltiger. Schon eine geringe Reibung der Bewegungsorgane am Boden reicht aus zur Überwindung des Widerstandes von stehendem Wasser oder ruhiger Luft. Auf der anderen Seite übertrifft die Reibung der Körperflächen am festen Boden die Reibung am Wasser bei weitem, und die Vorwärtsbewegung kann stark behindert werden, wenn die Berührungsfläche mit dem Untergrund zu groß wird.

Das ist eben der Vorteil, den die Bewegung mit hebelartigen Gliedmaßen mit sich bringt, daß die Reibungsfläche vermindert wird: eine Landschnecke, die mit ihrer ganzen Sohle dem Boden aufliegt, wird von dem langsamsten Insekt, z. B. von einer Raupe, an Geschwindigkeit übertroffen. Aber auch unter den Tieren mit Gliedmaßen zeigt sich eine deutliche Abstufung in der Weise, daß diejenigen, die die kleinsten Stützflächen brauchen, sich am schnellsten bewegen können: die Bock-, Blatt- und Rüsselkäfer mit ihren bebürsteten, fest haftenden Sohlen werden von den Lauf- und Blatthornkäfern überholt; der schnellfüßige Strauß ist durch die auf zwei verminderte Zahl seiner Zehen von allen anderen Vögeln verschieden; Pferd und Hirsch mit ihren schmalen Hufen sind dem Moschusochsen oder Elch an Geschwindigkeit weit überlegen, und die Zehengänger unter den Raubtieren übertreffen darin die Sohlengänger.

Wo bei den fingertragenden Wirbeltieren nicht die ganze Sohle der Gliedmaßen, sondern nur die Unterfläche der Finger und Zehen oder gar nur deren Spitze den Boden berührt, unter Aufrichtung der Fußwurzel oder des ganzen Fußskeletts, besonders wenn zugleich die Zahl der Zehen verringert wird wie bei den Vögeln und Huftieren, da wird nicht nur die Reibungsfläche vermindert, sondern zugleich die Zahl der freistehenden, dem Boden nicht aufliegenden Gelenke der Gliedmaßen um ein weiteres vermehrt, das Fersengelenk. Es muß daher die Stärke der einzelnen Gelenke gesteigert werden, wenn nicht die Festigkeit der Gliedmaßen not leiden soll; an Stelle des Kugelgelenktypus, der vor allem bei den Gliedmaßen der Amphibien und Reptilien vorherrscht, treten Rollengelenke, bei denen der Ausschlag der verbundenen Skelettstücke in der Hauptsache auf eine Ebene beschränkt und die Möglichkeit seitlicher Bewegungen sehr vermindert ist. So ist es an den Gliedmaßen der Huftiere wie an dem Fuße der Vögel.

Eine Verbreiterung der Reibungsfläche auf Kosten der Geschwindigkeit muß eben dann von Vorteil sein, wenn die Unterlage nicht völlig fest, sondern nachgiebig ist. Die Last des Körpers muß dann auf eine größere Fläche verteilt werden, um ein Nachgeben der Unterlage und ein Einsinken der Stützen zu verhindern. Moschusochs und Elch bewegen sich oft auf moorigem, schwankendem Boden; daher die Verbreiterung ihrer Sohlen. Deshalb finden wir bei vielen Stelzvögeln Schwimmhautbildungen, die ihnen das Laufen auf dem wasserdurchtränkten Boden ermöglichen. Deshalb hat einer der gemeinsten Sumpfvögel Südamerikas, die Jassana (Parra jaçana L.), die auf den schwimmenden Blättern der Wasserrosen hinlaufen kann, Zehen von einer Länge, daß die Entfernung von der Spitze des Nagels der Mittelzehe bis zu der gleichen Stelle der Hinterzehe der Länge des Fittichs gleichkommt.

Einen noch unsichereren Untergrund für das Laufen bietet der Wasserspiegel selbst; auf ihm können nur kleine und leichte Tiere laufen und auch die nur unter gewissen

Bedingungen. Die Oberflächenspannung, die auf dem Kohäsionsdruck der Wasserteilchen beruht, verleiht dem Wasserspiegel einen Halt, als ob ein zartes, elastisches Häutchen über ihn ausgespannt wäre. Diese Spannung wird gestört, wenn die Wasserteilchen an einem Körper adhärieren: man kann eine Nähnadel, die durch einen leichten Fettüberzug vor dem Benetzen geschützt ist, auf die Wasseroberfläche legen, ohne daß sie untersinkt; reinigt man sie aber zuvor sorgfältig mit Alkohol, so daß das Wasser an ihr haftet, so wird sie stets sinken. So wird denn auch bei den Tieren, die auf der Wasseroberfläche laufen, wie den Wasserläufern (Hydrodromici, Abb. 134) unter den Wanzen, einigen Fliegen (Dolichopoden und Ephydrinen) und Spinnen, vor allem die Unterseite und das Ende der Füße vor Benetzung geschützt; vermöge ihrer langen Beine aber verteilen sie die Last ihres Körpers auf eine möglichst große Fläche, so daß die einzelnen Bezirke der Oberfläche weniger stark in Anspruch genommen werden.

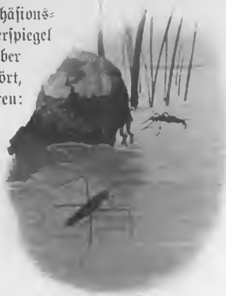


Abb 134. Wasserläufer (Hydrometra paludum Fab.).

Für die Ausgiebigkeit der Fortbewegung auf festem Boden ist die Beschaffenheit der Gliedmaßen im einzelnen in hohem Maße bestimmend. Zunächst ist die Beweglichkeit der Gliedmaßen, ihre Gelenkigkeit, sehr fördernd für die Bewegung; die Gelenkigkeit hängt ihrerseits ab von der Zahl der Gelenke an einer Gliedmaße und der Stellung ihrer Achsen zueinander sowie von dem Bewegungsumfang, den das einzelne Gelenk besitzt. Andererseits aber ist die Länge der Gliedmaßen von hervorragendem Einfluß, weil die Länge der fördernden Schritte dadurch bedingt wird. Bei allen Lauftieren mit großer Geschwindigkeit finden wir lange Gliedmaßen: bei den Käfern sind die Laufkäfer, bei den Spinnentieren die Wolfsspinnen und die Kanker, unter den Vögeln sind die Laufvögel vor anderen durch die Länge der Beine ausgezeichnet; unter den Säugern ist es ebenso bei den Huftieren, oder die jagenden Hunde sind langbeiniger als die lauernden, kletternden Katzen. Freilich kann die Länge der Gliedmaßen auch aus anderen Rücksichten wichtig sein: den Stelzvögeln ermöglichen die langen Beine und der lange Schnabel, ihrer Beute im Wasser nachzugehen, ohne ihr Gefieder zu benetzen, und die Giraffe wird durch ihre langen Vorderbeine in Verbindung mit dem langen Hals instand gesetzt, Nahrung zu erreichen, die anderen Pflanzenfressern ihrer Verwandtschaft unzugänglich ist.

Die Erhebung des Rumpfes auf stützende Gliedmaßen hat aber auf den Bau des gesamten Stützgerüstes einen auffälligen Einfluß. Sowohl bei den Gliederfüßlern wie bei den Wirbeltieren tritt die Segmentierung des Körpers um so mehr zurück, je kräftiger entwickelt die Gliedmaßen und je mehr sie durch reiche Gliederung instand gesetzt sind, den Körper ohne schlängelnde Bewegungen der Körperachse von der Stelle zu bewegen. Unter den Krebsen nimmt in der Reihe Ringelkrebse (Asseln)-Heuschreckenkrebse-langschwänzige Zehnfüßer die Gliederung ständig ab, bis die äußerlich ganz ungegliederten Krabben den Höhepunkt der Gangkrebse darstellen. Die Bewegungen der homonom gegliederten Tausendfüßer geschehen noch unter Zuhilfenahme der Schlängelung; der Käfer mit festem Thorax ist seiner beweglicheren Larve überlegen; unter den Spinnentieren ist die gelenkige Spinne mit ihren langen Beinen kompakter als der kurzbeinige trägere

Skorpion, und beim Kanker ist auch die Zweiteiligkeit der Spinne geschwunden. Bei den Wirbeltieren läßt sich in den höheren Gruppen eine Abnahme in der Beweglichkeit der Rumpfwirbelsäule und Hand in Hand damit ein Zurücktreten der Muskelsegmentierung beobachten, die der Schlängelung dient. Es hängt das aufs engste damit zusammen, daß bei den niederen Wirbeltieren die schwachen Gliedmaßen den Körper noch nicht ganz von der Unterlage abheben können und so bei den Salamandern und vielen Reptilien Schlängelung in die Bewegung eingeht; besonders die kurzbeinigen Skinke und die schwerfälligeren Eidechsen, wie unsere Zauneidechse im Gegensatz zur Mauereidechse, schlängeln noch sehr ausgesprochen. Ja von solchen Zuständen aus ist die Schlängelung wieder zur Hauptbewegungsart mancher Reptilien geworden: bei der Blindschleiche weist das Vorhandensein eines Schulter- und Beckengürtels, bei den Schlangen das Vorkommen von Beckenresten bei den Riesenschlangen auf die Abstammung von gliedmaßentragenden Formen hin. Jene Beweglichkeit der Rumpfwirbelsäule nimmt jedoch in dem Maße ab, wie sie vom Boden erhoben und durch Gliedmaßen gestützt wird: sie wird kürzer und starrer; bei den Vögeln sind die Brustwirbel durch Bandmasse fast unbeweglich verbunden oder fest verwachsen, bei den Säugern geschieht die Verbindung der Wirbel nicht durch Gelenke, sondern durch die Zwischenwirbelscheiben, die nur eine beschränkte Bewegung gestatten. —

Fußgänger finden sich bei den Krebsen nur in den höher differenzierten Abteilungen, von den Ringelkrebsen an: es ist schon eine fortgeschrittene Kräftigung der Thoraxgliedmaßen erforderlich, damit sie den Körper von der Unterlage abheben und so tragen können. Die Asseln haben noch einen ziemlich biegsamen Thorax, deshalb ist auch die Unterstützung desselben reichlicher: sie tragen den Körper auf sechs Beinpaaren. Bei den Langschwänzern unter den Zehnfüßlern ist die Kopfbrust stark gepanzert, und die Beine sind stärker: es genügen vier Beinpaare, den Körper zu tragen; das vorderste mit den Scheren ist nicht dabei beteiligt; das zweite und dritte Beinpaar ziehen, das vierte und fünfte schieben, den nachgezogenen Hinterleib stützt die nach unten geschlagene „Schwanzflosse", d. h. der letzte Hinterleibsring mit dem Beinpaar des vorletzten, das allein von allen Hinterleibsbeinen kräftig ausgebildet ist. Die Kurzschwänzer (Krabben) endlich sind den Gehbewegungen am besten angepaßt. Die Einlenkung ihrer Beine ist durch höhere Ausbildung des Gelenkes eine freiere geworden; um den kompakten, beim Anblick von oben völlig unsegmentiert erscheinenden Körper zu tragen, genügen je nach den Arten vier, drei oder nur zwei Beinpaare: das vorderste, als Scherenfußpaar, wird nicht zum Gehen benutzt, die hinteren Paare dienen häufig zum Festhalten von Fremdkörpern auf dem Rücken, womit sich manche Arten maskieren und unsichtbar machen. Die oft kielförmig geschärften Seitenkanten machen den Körper geeignet zur Seitwärtsbewegung; Vorwärtsgang tritt fast nur als kurze Zwischenstufe zwischen Rechts- und Linksgang ein. Dabei werden die Beine sehr schnell gesetzt, so daß sie bis zu acht Schritten in der Sekunde machen; die der einen Seite wirken ziehend, die der andern schiebend (Abb. 135), und je nach Reihenfolge und Ordnung ihres Zusammenwirkens lassen sich vier verschiedene Gangarten unterscheiden. Die Geschwindigkeit vieler Krabben ist sehr bedeutend; die gemeine Strandkrabbe (Carcinus maenas Leach.) vermag die schnell schwimmenden Garneelen einzuholen und im Sprung zu packen; sie legt dabei in der Sekunde Strecken bis zu 1 m zurück.

Bei den luftlebenden Gliederfüßlern sind die Gangbeine allgemein verbreitet. Am zahlreichsten sind sie bei den Tausendfüßlern, wenngleich sie schon niemals auch nur an-

nähernd die Zahl erreichen, die der Name angibt. Die Verschiedenheit ihrer Einlenkung bewirkt einen bedeutenden Unterschied in der Bewegungsart (Abb. 136). Bei den Diplopoden (A) stehen die Beine auf der Unterseite und bilden in ihrer großen Anzahl eine fast bürstenartige Sohle, auf der der Leib ruht; die Ortsbewegung geschieht, indem eine Anzahl Bewegungswellen über die Beinreihe laufen: etwa fünf oder sechs Beine an verschiedenen Stellen des Körpers sind immer im gleichen Stadium der Beugung oder Streckung; der Leib selbst bleibt dabei gestreckt und hat keinen Anteil am Zustandekommen der Fortbewegung. Anders bei den Chilopoden (B): dort sind die Beine mehr seitlich eingelenkt und schräg nach außen gerichtet und vermögen daher den Leib nicht so leicht von der Unterlage zu erheben; dieser kann daher die Fortbewegung durch seitliche Schlängelung unterstützen. Wieviel mehr für die Geschwindigkeit der Bewegung die Länge der Hebel als deren große Zahl in Betracht kommt, zeigt der Vergleich zwischen dem behenden Lithobius mit seinen 15 Beinpaaren und dem langsamen Julus mit etwa 100 Beinpaaren. — Bei den Insekten und Spinnentieren sind die Beine viel stärker, und obgleich sie schräg seitwärts gerichtet stehen und nur in der Sechs- bzw. Achtzahl vorhanden sind, vermögen sie doch den Leib kräftig über den Boden zu erheben. Bei den Insekten sitzen die Beine den drei Brustringen an; doch liegt der Schwerpunkt, besonders bei umfangreichem Hinterleib, meist hinter dem dritten Brustsegment; dadurch aber, daß die Basalplatte

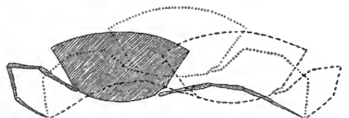


Abb. 135. Schema des Seitwärtsgangs bei der Strandkrabbe (Carcinus maenas Leach).
Die Ausgangsstellung ist schraffiert, die Übergangsstellung mit · · ·, die Endstellung mit - - - gezeichnet. Nach Bethe.

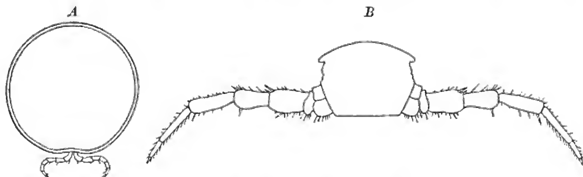


Abb. 136. Anbringung der Beine am Rumpf der Tausendfüßer. *A* bei Julus, *B* bei Lithobius.

dieses Segments bei den Fußgängern sich weit nach hinten erstreckt und das dritte Beinpaar, das die andern an Länge übertrifft, sich wiederum schräg nach hinten gerichtet an sie ansetzt, findet der Schwerpunkt seine Unterstützung und der Körper läßt sich tragen. Das Gehen der Insekten spielt sich in der Weise ab, daß je drei Beine gleichzeitig oder doch in schneller Folge zusammenwirken: das vordere und hintere der einen und das mittlere der andern Seite; während die eine Dreiergruppe feststeht und den Körper trägt, greifen die Beine der andern Gruppe nach vorn.

Anders das Springen der Insekten. Bei den Springern ist meist das hintere Beinpaar besonders kräftig ausgebildet: Schenkel und Schiene haben eine bedeutende Länge; die Muskulatur, die die Schiene gegen den Schenkel streckt, ist sehr stark ausgebildet und deshalb der sie umschließende Schenkel mächtig verdickt. Beim Springen

wird der Leib durch gleichzeitige plötzliche Streckung der Springbeine nach vorn und oben geschleudert, und die langen Hebelarme machen die Bewegung zu einer sehr wirksamen. In vielen Insektenordnungen begegnen wir solchen Springbeinen: am verbreitetsten sind sie bei den Geradflüglern, wo alle Heuschrecken und viele Grillen springen können; von den Schnabelkerfen springen die Zikaden und gewisse Blattläuse (Psyllidae); auch in der Reihe der Käfer gibt es einige Springer: z. B. die Springrüßler (Orchestes) und Erdflöhe (Haltica), von Hymenopteren springen wenige Schlupfwespchen, unter den Fliegen einige Mücken, z. B. Ceratopogon; die Sprungkraft des Flohes schließlich ist bekannt und viel besungen. Anders aber ist die Art, wie die niedersten Insekten, die Apterygoten, springen. Bei den Springschwänzen gelenkt an der Bauchseite des drittletzten Körpersegments ein gegabelter Anhang, die Springgabel; in der Ruhe liegt sie der Bauchseite an, kann aber durch eine starke Muskulatur, die in dem zugehörigen, meist verlängerten Segment entspringt, mit großer Kraft nach hinten und unten geschlagen werden, wobei das Tier auf- und vorwärts gestoßen wird. Bei den Steinhüpfern (Machilis) entspringen an der Bauchseite der Hinterleibsringe je ein Paar griffelförmige Anhänge, die wohl mit Recht als Reste der Abdominalbeine der Vorfahren angesehen werden: sie liegen beim ruhenden Tiere an der Unterseite des Hinterleibs nach vorn zu und wirken zusammen ebenso wie die Springgabel der Springschwänze. — Eine sonderbare Art zu springen kommt der Ameisengattung Strumigenys in Neuguinea zu: sie können sich mit Hilfe ihrer Kiefer 30—45 cm weit fortschnellen.

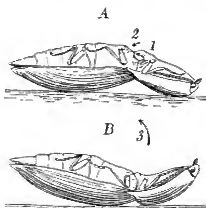


Abb. 137. Hüpfen des Schnellkäfers. *A* Vorbereitung, *B* Abstoßen. *1* Zapfen der Vorderbrust, Pfeil *2* zeigt auf die Grube am Vorderrande der Mittelbrust, Pfeil *3* zeigt die Drehung des Körpers beim Sprunge.

Hier sei auch des merkwürdigen Hüpfens gedacht, dem die Schnellkäfer (Elateriden) ihren deutschen Namen verdanken. Legt man einen solchen Käfer auf den Rücken, so vermag er sich wegen der Kürze seiner Beine nicht umzudrehen; er bewerkstelligt dies aber durch ein Emporschnellen, bei dem man ein lautes Knipsen hört. Wenn man den Käfer dabei beobachtet (Abb. 137), sieht man, daß er „einen hohlen Rücken macht", d. h. daß er die Mitte des Körpers hebt, so daß er mit dem ersten Bruststring und der hinteren Hälfte der Flügeldecken der Unterlage aufliegt (A). Die Einknickung geschieht zwischen erstem und zweitem Brustring; an der Bauchseite des ersten Brustrings entspringt vom Hinterrande ein starker Dorn, der in eine Grube am Vorderrande des zweiten Brustrings paßt; der Käfer stemmt zum Schnellen den Dorn gegen den Vorderrand der Grube und läßt ihn, unter starker Anspannung der Streckmuskulatur, plötzlich abgleiten, wobei, durch das Hineinfahren des Dorns in die Grube (B), der knipsende Ton entsteht. Dabei ergibt sich ein heftiges Zusammenknicken des gebeugten Gelenkes, so daß der vorher konkave Teil der Rückenseite jetzt konvex vorspringt und gegen die Unterlage stößt; durch deren Rückstoß wird der Käfer in die Höhe geschleudert. Da dieser Stoß aber nicht im Schwerpunkte angreift, sondern vor demselben, so wird das Tier in der Luft um die durch den Schwerpunkt gehende Querachse gedreht und kommt mit der Bauchseite nach unten herab.

Die Gehbewegung ist bei den Wirbeltieren nur dort möglich, wo Gliedmaßen den Rumpf, wenn auch nur unvollkommen, vom Boden abheben können. Der Erwerb einer solchen Einrichtung bringt außer den einschneidenden Änderungen im Bau des Stütz-

gerüstes, deren schon mehrfach gedacht wurde, vor allem Umwandlungen der Muskulatur hervor. Bei den Fischen schaffen die Schlängelbewegungen des Rumpfes das Tier vorwärts, und sie werden durch zwei fast einheitliche, mächtige segmentierte Muskelmassen, die großen Rumpfmuskeln, bewirkt. Von den Amphibien an wird die Muskulatur bei weitem mannigfaltiger: die Gliedmaßen, deren geringe Bewegungsmuskulatur bei den Fischen im Rumpf enthalten ist, werden von Muskeln überzogen, und die Rumpfmuskulatur konzentriert sich an ihrer Einlenkung. Die Längsmuskeln des Rumpfes aber nehmen sehr an Masse ab; an Stelle ihrer früheren Bedeutung für die Bewegung tritt jetzt eine neue Funktion in den Vordergrund: sie werden den vegetativen Verrichtungen dienstbar und sind bei der Atmung und als Bauchpresse bei der Entleerung der Nahrungsrückstände, des Kotes, tätig. Am Hinterende der Wirbelsäule aber tritt die Muskulatur um so mehr zurück, je weniger die Schlängelung bei der Bewegung noch eine Rolle spielt: bei den Schwanzlurchen und Reptilien noch allmählich in den Rumpf übergehend, setzt sich daher bei Vögeln und besonders Säugern der Schwanz auch äußerlich ganz scharf vom Rumpfe ab. Die zwei Gliedmaßenpaare der fingertragenden Wirbeltiere sind nicht überall in gleicher Weise eingelenkt: bei den Amphibien und Reptilien liegen Oberarm und Oberschenkel wagerecht und treten von der Seite, nicht von unten her an den Rumpf heran; sie können diesen daher nur wenig und mit Anstrengung über den Boden erheben und lassen ihn, wenn sie nicht in Bewegung sind, auf der Unterlage aufliegen. Bei den Vögeln und Säugern aber, und unter den Reptilien beim Chamäleon treten die Gliedmaßen von unten an den Rumpf heran und tragen ihn, auch bei ruhigem Stehen, hoch über den Boden. In ihrer Gliederung sind die Gliedmaßen schon bei den niederen Vierfüßlern so eingerichtet, daß die Hauptbiegung der Vordergliedmaßen, die zwischen Ober- und Unterarm, in ihrer Richtung derjenigen der Hintergliedmaßen zwischen Ober- und Unterschenkel genau entgegengesetzt ist; bei jenen ist der Beugewinkel nach vorn, bei diesen nach hinten gerichtet. Diese Eigentümlichkeit tritt in ihrer Bedeutung erst bei den Säugern recht hervor: hier ergänzen sich Vorder- und Hintergliedmaßen beim Tragen des Körpers, indem einer nach vorn wirkenden Kraft die vordere, einer nach hinten wirkenden die hintere Gliedmaße vermöge ihrer Beugung entgegenwirkt. Zusammen wirken sie wie eine Kniepresse und drücken so beim Strecken den Rumpf nach oben. Wo an den Vordergliedmaßen noch eine nach vorn gerichtete Hauptbeugung vorhanden ist, da wird eine von hinten wirkende Kraft viel leichter ein Nachgeben der Stützen bewirken; deshalb knickt z. B. das Pferd mit dem vorderen „Knie", dem Gelenk zwischen Unterarm und Lauf, beim Stolpern leicht ein und fällt auf die „Knie".

In der Bewegung selbst verhalten sich die Gliedmaßen bei den niederen Vierfüßlern anders als bei den Säugern. Wo Oberarm und Oberschenkel wagerecht ansetzen, bewegen sie sich in einer wagerechten Ebene um den senkrechten Unterarm und Unterschenkel, wobei das Ellbogen- bzw. Kniegelenk den Drehpunkt bilden. Wenn die Drehung rechts stattfindet, wird die linke Gliedmaße vorgesetzt und umgekehrt, und das Vorschreiten der linken Vordergliedmaße geschieht gleichzeitig mit dem der rechten Hintergliedmaße. Der Rumpf beteiligt sich an der Bewegung durch wellenförmiges Ausbiegen, womit sowohl der drehenden Bewegung der feststehenden als auch der vorgreifenden Bewegung der schreitenden Beine Vorschub geleistet wird (Abb. 138). Aber es sind keine fortschreitenden Wellen, die über den Körper laufen, sondern nahezu stehende Wellen, deren Knotenpunkte in der Schulter- und Beckengegend liegen; eine zu große Inanspruchnahme der

Knotenpunkte, ein Zerren an ihnen, wird durch das Mitschwingen des Kopfes und besonders des Schwanzes verhindert, die sich ausgleichend nach der entgegengesetzten Seite als der Rumpf bewegen. Daher ist der Schwanz für die Bewegungen der Eidechsen z. B. wichtig. Je schneller die Schritte aufeinander folgen, desto geringer ist die Schwingungsweite der Wellen: eine schnell laufende Eidechse erscheint fast ganz gestreckt. Große Geschwindigkeit wird dabei weniger durch die Länge der Schritte, als durch schnelle Folge derselben erreicht; doch ist das für das Tier so anstrengend, daß eine verfolgte Eidechse z. B. schnell ermüdet und, wenn sie nicht bald einen Schlupfwinkel erreicht, ihren Feinden zum Opfer fällt.

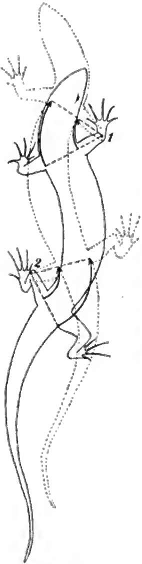


Abb. 138. Schema der Bewegung einer Eidechse. 1 und 2 die Knotenpunkte für die Drehung von Oberarm und Oberschenkel.

Wo die Gliedmaßen aber den Leib hoch tragen, ist die Rolle der beiden Paare bei der Bewegung durchaus verschieden. Die Hintergliedmaßen stemmen den Leib nach vorn, sie übernehmen die Hauptarbeit der Fortbewegung. Wenn daher die Fortbewegung am Boden nur mit einem Gliedmaßenpaare geschieht, wie bei hüpfenden und aufrecht gehenden Wirbeltieren, z. B. Fröschen, Känguruhs, allen Vögeln, dem Menschen, so sind dafür stets die Hintergliedmaßen, nie die vorderen in Anspruch genommen. Die Vordergliedmaßen der Vierfüßler wirken zwar hie und da ziehend, in der Hauptsache aber sind sie bei der Bewegung passiv und helfen nur die Last des Körpers tragen. Daher ist eine stärkere Belastung der Vordergliedmaßen zugunsten der hinteren bei der vierfüßigen Fortbewegung von Vorteil, weil dann die Hintergliedmaßen einen größeren Teil ihrer Kraft für die Vorwärtsbewegung verwerten können. Bei den Säugern sind dementsprechend die Vordergliedmaßen meist niedriger als die hinteren und werden obenein durch den gewichtigen Kopf, der über sie hinausragt, belastet; sie tragen beim Pferd und Schwein etwa $^3/_5$, beim Hund sogar $^2/_3$ der Körperlast. Diese Last wird um so leichter zu tragen sein, je größer der Winkel in den Gelenken ist, d. h. je mehr die einzelnen Knochen in gleicher Richtung säulenartig übereinander stehen; denn bei stärkerer Beugung der Gelenke wirkt die Last an einem viel größeren Hebelarm, und die Streckmuskeln der Gliedmaßen haben eine viel größere Arbeit zu leisten, um deren Einknicken zu verhindern. Die Vordergliedmaßen nähern sich daher um so mehr der Säulenform, je schwerer das Tier ist (vgl. Fig. 83 und 84). Bei den Hintergliedmaßen dagegen sind die einzelnen Knochen viel mehr im Winkel zueinander gestellt als bei den vorderen; die scharfe Abknickung in den Gelenken bietet sehr günstige Hebelarme für den Zug der Muskeln dar, und das entspricht der Aufgabe der Hintergliedmaßen, die Triebkraft für die Bewegung zu liefern. Beim Menschen freilich, wo den Hintergliedmaßen außer der Fortbewegung auch das Tragen der ganzen Körperlast zufällt, sind sie säulenförmig steil, und ebenso nähern sie sich dieser Stellung bei den großen Vögeln wie Stelz- und Laufvögeln. Für die Riesenlast des Elefantenkörpers sind nicht nur die Vordergliedmaßen, sondern auch die hinteren sehr steil gebaut, unter Verzicht auf gesteigerte Geschwindigkeit der Bewegung.

Fast allgemein ist bei den Säugern die Hintergliedmaße schwerer als die vordere, vor allem ist ihre Muskelversorgung reicher. Beim Menschen ist die Muskelmasse an

ihnen noch einmal so groß als an den Vordergliedmaßen: 56 % der gesamten Körpermuskulatur gehören zu jenen, nur 28 % zu diesen. Entsprechend der Verwendung der hinteren Gliedmaße zum Vorwärtsschieben, der vorderen zum Ziehen, überwiegen dort die Strecker, hier die Beuger; bei der Katze z. B. sind an den Hintergliedmaßen die Streckmuskeln $1\frac{1}{2}$ mal so schwer als die Beuger, an den vorderen dagegen weniger als als halb so schwer; ähnlich ist es bei einem Halbaffen (Lemur).

Den Leistungen der beiden Gliedmaßenpaare entspricht auch ihre Befestigung am Rumpf. Das Becken, der Aufhängeapparat der Hintergliedmaße, besteht jederseits aus drei engverbundenen Knochen, dem Sitzbein hinten (Ischium), dem Darmbein dorsal (Ileum) und dem Schambein ventral (Pubis); die beiden Beckenhälften sind meist ventral verwachsen und dorsal mit der Wirbelsäule mehr oder weniger eng verbunden. Diese Verbindung ist bei den Amphibien und Reptilien gelenkig, und es ist nur ein Wirbel, der Kreuz- oder Sakralwirbel, der das Becken trägt. Wo dagegen der Hintergliedmaße die Hauptarbeit bei der Fortbewegung zufällt, ist die Befestigung des Beckens an der Wirbelsäule stärker: bei den Säugern sind mindestens zwei, meist aber mehr, bis zu sechs Kreuzwirbel vorhanden, die untereinander verwachsen einen starken Halt geben und mit dem Becken eng durch straffe Bänder, zuweilen auch durch Verknöcherung verbunden sind. Besonders stark ist die Befestigung des Beckens an der Wirbelsäule dort, wo die Hintergliedmaßen den Rumpf aufrecht tragen, wie bei den menschenähnlichen Affen und beim Menschen, auch bei den Bären, die bis zu sechs Kreuzwirbel besitzen, und besonders überall bei den Vögeln. Diese letzteren haben stets zahlreiche Kreuzwirbel, die untereinander und mit dem Becken fest verwachsen sind. Dadurch wird der Antrieb, der von der Hintergliedmaße ausgeht, unmittelbar auf die Wirbelsäule übertragen und so dem ganzen Körper mitgeteilt.

Der Aufhängeapparat der Vordergliedmaßen, der Schultergürtel, ist im allgemeinen viel lockerer mit dem Skelett verbunden, und wo ein direkter Zusammenhang vorhanden ist, befindet er sich nicht an der Wirbelsäule, sondern auf der Ventralseite des Körpers, am Brustbein, so daß erst mittelbar, durch die Rippen, die Verbindung mit der Wirbelsäule hergestellt wird. Drei Skelettstücke sind es jederseits, die in den Schultergürtel eingehen: dorsal das Schulterblatt (Skapula), ventral das Rabenbein (Coracoid) und weiter nach vorn das Schlüsselbein (Clavicula); diese beiden können sich mehr oder weniger eng an das Brustbein anschließen. Da, wo die drei Stücke zusammenstoßen, liegt die Gelenkpfanne für den Oberarm. Das Schulterblatt ist stets vorhanden; das Rabenbein kann sehr reduziert sein, das Schlüsselbein fehlt vielfach ganz. Bei Amphibien und Reptilien ist die Arbeitsteilung zwischen den beiden Gliedmaßenpaaren noch nicht weit gediehen und die Vordergliedmaße nimmt an der Vorwärtsbewegung des Körpers wesentlichen Anteil; hier hängen die beiden Hälften des Schultergürtels stets zusammen: das gut ausgebildete Rabenbein setzt sich jederseits an das Brustbein an, bei den Froschlurchen kommen auch noch Schlüsselbeine dazu. Bei den Säugern dagegen ist das Rabenbein, außer bei den Kloakentieren, zu einem kurzen Fortsatz des Schulterblatts umgebildet, und das Schlüsselbein fehlt in vielen Fällen. Es ist dort vorhanden, wo die Vordergliedmaßen eine ausgiebigere Bewegungsfähigkeit behalten haben, bei den Beutlern, Insektenfressern, Fledermäusen, den meisten Nagern, den mit den Vordergliedmaßen kletternden und greifenden Katzen und Primaten. Wo aber deren Bewegungsrichtung auf ein einfaches Pendeln beschränkt ist, wie bei vielen Raubtieren und den Huftieren, fehlt das Schlüsselbein und die beiden Hälften des Schultergürtels sind gesondert und nur durch

Muskeln und Bänder mit dem Rumpf verbunden. Dieser ruht bei den Säugern in dem vorderen Trageapparat wie in einer Hängematte; die große Elastizität, die dadurch erlangt wird, ist besonders dort von hoher Wichtigkeit, wo bei Springern die Vorderbeine, die zuerst den Boden berühren, den Stoß der ganzen Körperlast auffangen müssen; denn wegen der geringen Winkelung ihrer Gelenke sind die Vordergliedmaßen an sich weniger elastisch als die hinteren. Bei den Vögeln sind sowohl Rabenbein als Schlüsselbein sehr kräftig; die Rabenbeine setzen an das starke Brustbein an, die Schlüsselbeine vereinigen sich in der Mitte zu dem V-förmigen Gabelbein (Furcula), dessen Spitze sich auch durch Bänder mit dem Brustbein verbindet oder ganz mit ihm verwächst; so wird der Schultergürtel zu einem festen Gerüst, das für die lebhaften Bewegungen der Flügel kräftige Stützen und Ansatzpunkte für die Flugmuskeln bietet.

Die Gleichgewichtslage des Körpers ist sicherer, wenn die Gliedmaßen kürzer sind, also der Schwerpunkt dem Boden näher ist. Dagegen bieten lange Gliedmaßen den Vorteil des größeren Schrittes und der großen Hebelarme für ausgiebige Muskelwirkung. Die langen Hebel werden zunächst von Ober- und Unterarm bzw. von Ober- und Unterschenkel gebildet. Durch Aufrichtung von Mittelhand und Mittelfuß jedoch, die ursprünglich mit ihrer ganzen Länge dem Boden aufgesetzt wurden, wird bei vielen Säugern und bei den Vögeln ein dritter langer Hebel gewonnen: er ist von mäßiger Länge bei den Halbsohlengängern, wie Katzen und Hunden, verlängert sich aber durch weitere Aufrichtung bei den Zehengängern; der Hebel gewinnt an Länge auf Kosten der Breite, unter Reduktion seitlicher Finger und Zehen und der zugehörigen Mittelhand- und Mittelfußknochen und schließlich entsteht ein einheitlicher langer Knochen, der an Festigkeit den Arm- und Schenkelknochen gleichkommt: so finden wir es bei allen Vögeln, so unter den Säugern bei manchen Springern, wie der Springmaus, so vor allem bei den meisten Huftieren. Im Stammbaum der Pferde (vgl. oben S. 72 und Abb. 38) kann man die eben angedeutete Entwicklung vom Sohlengänger zum Einhufer tatsächlich verfolgen. Der so entstehende „Lauf“ kommt morphologisch verschieden zustande: bei den Vögeln entsteht er durch Verwachsung von vier Mittelfußknochen und der zweiten Reihe der Fußwurzelknochen und trägt vier Zehen — bei dem aufrechten Gang auf zwei Füßen ist eine breite Stützfläche für den Körper notwendig. Bei den Einhufern ist der mittlere (dritte) Mittelhand- und -fußknochen zum Lauf geworden und in seiner Verlängerung Mittelfinger und -Zehe aufgerichtet; Hand- und Fußwurzel bleiben gesondert bestehen. Bei den Paarhufern sind es der dritte und vierte Mittelhand- bzw. Mittelfußknochen, die zum Lauf verschmelzen. So hat die gleiche Funktion auch eine Umbildung nach derselben Richtung zur Folge gehabt und auf verschiedenen Wegen dasselbe Ergebnis herbeigeführt.

Den stark in Anspruch genommenen Endgliedern der Finger und Zehen wird von den Reptilien an aufwärts dadurch eine besondere Festigkeit verliehen, daß sie an ihrer Spitze einen tütenförmigen hornigen Überzug, die Kralle, tragen. Das erleichtert ihnen gleichzeitig das Anstemmen gegen die Unebenheiten des Bodens. Wie alle Hornbildungen sind die Krallen ein Umwandlungsprodukt der Epidermis. Die Kralle ist verschieden gebildet je nach der Art, wie die Gliedmaße aufgesetzt wird, und nach dem Untergrund, auf dem das Tier sich bewegt. Bei allen Sohlen- und Halbsohlengängern sind die Krallen in ihrer ursprünglichen Form bestehen geblieben; nur ist ihre Länge und Schärfe hier und da gesteigert, wenn sie als Hilfswerkzeuge zum Graben oder Klettern benutzt werden. Nur bei den Affen ist der Sohlenteil der Kralle bis auf ein kurzes vorderes Stück zurückgebildet, so daß die Ballen der Endglieder an Fingern und Zehen freier ihre Funktion

als Tastwerkzeuge ausüben können: die Kralle ist zum Nagel geworden. Bei den baumlebenden Vögeln sind die Krallen der Zehen gebogen und helfen beim Umklammern der Äste, bei den bodenbewohnenden Arten sind sie gestreckt. Diejenigen Säuger, die auf den Endgliedern der aufgerichteten Finger und Zehen gehen, bei denen also die auf den Boden aufgesetzte Fläche möglichst verkleinert ist, besitzen einen besonders starken Hornschutz: die Kralle ist zum Hornschuh des Hufes geworden. Aber auch beim Huf ist nicht die ganze aufgesetzte Spitze des Fingers oder der Zehe mit Horn bekleidet; es bleibt ein weicherer Ballenteil, und dieser ist bei den Zweihufern, wo sich die Last auf die doppelte Zahl der Hufe verteilt, und wo entsprechend der kleineren Berührungsfläche eine geringere Anpassung an die Unterlage erforderlich ist, größer als bei den Einhufern. Dadurch, daß die Hornplatte des Hufes, die das Zehenendglied oben und seitlich bekleidet, härter ist als das „Sohlenhorn", nutzt sich die dem Boden aufgesetzte Fläche ungleich ab, und es gibt eine unebene, sicherer eingreifende Sohlenfläche mit etwas vorspringendem Rand. Ganz fehlen die Krallen an den Rudern der Walfische. Am Vogelflügel sind sie vielfach rückgebildet; doch bestehen bei gar nicht wenigen Vögeln (vielen Tagraubvögeln, Hühnern, Sumpf- und Schwimmvögeln) am Daumen Reste der Krallen, und bei einigen Formen, wie beim Strauß, Kasuar und den Wehrvögeln Südamerikas (Chauna und Palamedea) ist nicht nur die Daumenkralle sehr groß, sondern auch noch am zweiten Finger eine kräftige Kralle vorhanden.

Der Gang besteht, auch bei den auf hohen Gliedmaßen daherschreitenden Wirbeltieren, in abwechselndem Vorsetzen der Gliedmaßen, wobei gewöhnlich die einander diagonal gegenüberstehenden gleichzeitig oder nahezu gleichzeitig arbeiten. Das Vorsetzen bedeutet für die betreffende Gliedmaße ein Ausruhen, da die Bewegung z. T. wenigstens eine einfache Pendelbewegung ist; die eigentliche Arbeit wird mit dem Strecken der gebeugt vorgesetzten Hintergliedmaße geleistet. Der Lauf ist im allgemeinen nur eine Beschleunigung der zeitlichen Aufeinanderfolge der Einzelbewegungen, die entsprechend schneller fördert; ein Pferd, das im Schritt etwa 2 m in der Sekunde macht, legt im Trab 3¾ m zurück. Anders jedoch der Sprung. Hier arbeiten die beiden Hintergliedmaßen gleichzeitig mit großem Kraftaufwand und stoßen den Körper nach vorn; er ist die energischste Vorwärtsbewegung der Vierfüßler, wobei oft auch noch andere Muskeln als die der Gliedmaßen in Mitleidenschaft gezogen werden. Springen können Vierfüßler, bei denen die Hintergliedmaßen lang und kräftig genug sind, den ganzen Körper vorwärts zu schleudern. So kann die Feldmaus (Microtus arvalis Selys) gar nicht springen, dagegen vermag dies unsere Hausmaus (Mus musculus L.) und noch besser die Waldmaus (Mus silvaticus L.); man kann an ihren Spuren im Schnee Sprünge bis zu einem halben Meter Länge feststellen. Die Waldmaus hat auch von den dreien die längsten Hintergliedmaßen: bei etwa gleicher Rumpflänge der drei Arten (50 mm) messen die Hinterbeine der Waldmaus 58 mm, die der Hausmaus 50 mm, die der Feldmaus 43 mm. Wahrscheinlich unterstützt die Waldmaus ihre Sprünge mit dem Schwanz, dessen Abdrücke man regelmäßig bei den Sprungspuren im Schnee findet. Dies ist für die Ratte beobachtet: sie stützt zum Sprung das letzte Drittel oder Viertel des Schwanzes auf den Boden und beugt ihn so, daß er eine Kurve mit fast nach hinten offenem Winkel bildet; wenn sie sich dann mit den Hintergliedmaßen abstößt, kontrahiert sie gleichzeitig die Strecker des Schwanzes, der damit den Stoß der Beine vermehrt. Auch bei den Katzen müssen noch andere Muskeln die Wirkung der Gliedmaßenstrecker vermehren, um die Sprungbewegung ausgiebiger zu machen; die gesamte Wirbelsäule nimmt an der Bewegung teil: die Katze

kauert sich zusammen, beugt den Rücken und zieht Hals und Gliedmaßen an und legt den Schwanz an den Körper; dann plötzlich treten mit den Streckern der Beine auch die kräftigen Rückenstrecker in Tätigkeit, die an den langen Dorn- und Querfortsätzen ausgezeichnete Ansatzpunkte haben. Im Sprung ist das Tier lang ausgestreckt, mit vorgestreckten Vordergliedmaßen und ausgestrecktem Schwanz. Der Löwe, dessen Sprungweite meist überschätzt wird, springt 4, höchstens 5 m weit, der Tiger nicht weiter als 5 m. Die Wirkung dieser allgemeinen Streckung ist wie bei einer gebogenen Rute, die an einem Ende angestemmt und plötzlich losgelassen, davon schnellt. Eine Folge von Sprüngen ist auch der Galopp des Pferdes; zwar überwiegt hier beim Abstoßen die eine Hintergliedmaße, die der anderen zeitlich etwas voran abspringt; beim Renngalopp aber wirken beide Hinterbeine fast gleichzeitig; der gewöhnliche Galopp fördert in der Sekunde um 5—9 m, der Renngalopp um 12—14 m, bei hervorragenden Rennern noch mehr.

Die ausgezeichnetsten Springer sind jene Vierfüßler, bei denen die Hintergliedmaßen eine ganz außerordentliche Entwicklung erfahren haben auf Kosten der Vordergliedmaßen, die nur wenig oder gar nicht mehr zur Fortbewegung gebraucht werden. Eine Mittelstellung nehmen Formen wie die Hasen ein; den ausgeprägtesten Typus der Springer aber zeigen Tiere wie Frosch, Känguruh, Springmaus, Springrüßler und ähnliche. Beim Frosch ist das Becken mit dem Kreuzwirbel gelenkig verbunden (Abb. 89), und das Steißbein, das die Verlängerung der Wirbelsäule über den Kreuzwirbel hinaus bildet, steht beim ruhig sitzenden Frosch unter einem Winkel über das langgestreckte Becken hinaus; die Kraft des Absprungs wird noch dadurch erhöht, daß die Muskeln, die von der ganzen Länge des Steißbeins entspringend zum Darmbein des Beckens gehen, sich zusammenziehen und zur allgemeinen Streckung beitragen. Der amerikanische Ochsenfrosch (Rana mugiens Merr.) kann Sprünge von 2 m Länge machen, die so schnell aufeinander folgen, daß ihn der laufende Mensch nicht einholen kann, und vermag eine Hecke von $1\frac{1}{2}$ m Höhe zu überspringen. Bei Springmaus und Känguruh sind die Dorn- und Querfortsätze der Lendenwirbel verbreitert und bieten massige Ansatzpunkte für die Beinstrecker. Eine Springmaus (Dipus aegyptius H. E.), die von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzwurzel 130 mm mißt, hat Hintergliedmaßen von 162 mm Länge und kann Sprünge von 2,5 m Länge machen. Verfolgte Riesenkänguruhs (Macropus giganteus Shaw.) springen 6—10 m in einem Satz. Bei beiden hilft der Schwanz den Sprung verstärken, bei der Springmaus ähnlich wie bei den Ratten; ein Känguruh, dem der Schwanz angeschossen ist, soll leichter gefangen werden können.

Bei manchen Vögeln können wir bei der Bewegung am Boden ein Hüpfen beobachten: so beim Sperling oder der Amsel; aber es fördert hier nicht in dem Maße wie bei springenden Säugern; die schnellsten Vögel, wie Trappe oder Strauß, bewegen sich schreitend.

Es ist leicht festzustellen, daß die Länge der Sprünge im Vergleich zur Körperlänge mit zunehmender Größe der Tiere abnimmt. Wenn man ein Tier, unter Beibehaltung seiner Proportionen, vergrößert denkt, so vermehrt sich seine Masse proportional dem Kubus des Längenausmaßes, die Kraft der einzelnen Muskeln aber, die dem Querschnitt derselben entspricht, wächst nur proportional dem Quadrate der Längendimension; nimmt also die Länge auf das Doppelte zu, so ständen zur Beförderung der achtmal so großen Masse nur viermal so starke Muskeln zur Verfügung. Es kann also nicht überraschen, wenn der Sprung des Flohs das 200fache seiner Länge ausmacht, der der Heuschrecke das 30fache, der Springmaus vielleicht das 15fache, des Ochsenfroschs das 10fache, des

Känguruhs das 5fache; oder wenn wir schlechtere Springer untereinander vergleichen, springt die Waldmaus das 8fache, das Mauswiesel das 6fache, der Fuchs das 4,3fache, der Tiger und Löwe etwa das 3fache ihrer Körperlänge, von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzwurzel gemessen.

Als Klettern dürfen wir nur jene Bewegungen auf fester Unterlage bezeichnen, wo der unterstützende Halt nicht in der Richtung der Schwerkraft unter dem Tiere liegt; also der „kletternde" Steinbock und der kraxelnde Bergsteiger gehören in diesem Sinne nicht zu den Kletterern, wohl aber der Marder und der Specht.



Abb. 139. Spelerpes fuscus Bp., ein südeuropäischer Molch.

Klettertiere finden sich in allen Ordnungen der Vierfüßler. Unter den Amphibien sind es die Laubfrösche, auch klettern manche Schwanzlurche, z. B. Spelerpes fuscus Bp. (Abb. 139), nicht ungeschickt. Bei den Reptilien gibt es zahlreiche Kletterer, die mit großer Geschicklichkeit an Bäumen, an steilen Wänden u. dgl. hinaufeilen, wie die Mauereidechse (Lacerta muralis Laur.), oder gar wie die Geckonen mit dem Rücken nach unten an wagrechten Flächen laufen. Sehr groß ist ihre Zahl unter den Vögeln, und in der Reihe der Säuger gibt es nur ganz wenige Ordnungen (Huftiere, Waltiere, Sirenen), die keine kletternden Vertreter aufzuweisen haben.

Die Mittel, die ein Klettern ermöglichen, sind sehr verschieden. Im einfachsten Falle sind es stark ausgebildete spitze Krallen, die ein Anheften und Vorwärtsbewegen an steilen rauhen Flächen möglich machen, so bei der Mauereidechse, dem Kleiber oder dem Eichhorn und Marder (Abb. 140). Die Katzen sind nur gelegentlich Kletterer und bewegen sich daneben viel auf dem Boden; daher wird das Krallenglied gewöhnlich durch ein



starkes elastisches Band in erhobener Lage gehalten, so daß die Kralle beim Laufen den Boden nicht berührt und ihre Schärfe nicht abgenutzt wird (Abb. 141); nur zum Klettern, oder wenn sie als Waffe gebraucht werden sollen, werden sie durch den Streckmuskel des Endgliedes vorgezogen, um nach Erschlaffung des Muskels wieder zurückzuschnellen. Auch bei ein paar Geckonidenformen (Aeluronyx und Aelurosaurus) sind die Krallen in eine Scheide zurückziehbar. Bei den Vögeln ist der Fuß zum Umfassen von Zweigen so eingerichtet, daß von den vier Zehen drei nach vorn und eine nach hinten gerichtet ist; ganz besonders fest ist der Griff dann, wenn die Verteilung der Zehen nach vorn und hinten gleichmäßig ist, d. h. wenn entweder die äußere Vorderzehe nach hinten gedreht werden kann wie beim Kuckuck und bei den Eulen, oder wenn gar zwei Zehen beständig nach hinten gerichtet sind, wie bei Papageien und Spechten. Ein Fuß mit solcher Einrichtung, der zum Gehen auf dem Boden weniger geeignet ist, wird als Kletterfuß bezeichnet; er ist jedoch nicht allen kletternden Vögeln eigen und



Abb. 140.
Eichhorn, vom Edelmarder verfolgt.

gibt auch denen, die ihn besitzen, nicht ohne weiteres die Fähigkeit zum Klettern in dem Sinne, wie wir es oben begrenzt haben. Von dem Schreiten und Hüpfen im Gezweig gibt es manche Übergänge zum Klettern; das Auf- und Abschlüpfen an den senkrechten Rohrstengeln, wie wir es bei den Rohrsängern (Acrocephalus) sehen, muß als Klettern gelten. Für ein Klettern aber an Wänden und Flächen sind auch hier starke und spitze Krallen, die in die Unebenheiten der Unterlage eingeschlagen werden können, und kräftige Zehen die Grundbedingung; sie ermöglichen es z. B. dem Kleiber (Sitta), an senkrechten Baumstämmen hinauf- und herabzulaufen. Beim Baumläufer (Certbia) und den Spechten (Abb. 142) kommt dazu noch als starke Stütze der Schwanz, so daß der Körper an drei Punkten gestützt ist; die Schwanzfedern dieser Tiere haben dicke Schäfte von hoher Elastizität, die an dem kräftig ausgebildeten Pygostyl (vgl. oben S. 146) einen festen Rückhalt haben. Wie sehr der Schwanz beim Klettern mitwirkt, läßt sich auch daraus entnehmen, daß beim Schwarzspecht die zwei mittleren Schwanzfedern unmittelbar vor der Mauser, also am Ende einer zwölfmonatigen Abnutzungszeit, fast um ein Drittel kürzer sind als gleich nach vollendeter Mauser. Die Papageien ziehen sich im Gezweig nicht selten mit Hilfe ihres Schnabels in die Höhe, und der Pinguin bedient sich des Schnabels beim Erklettern des Ufers (vgl. Tafel 1).

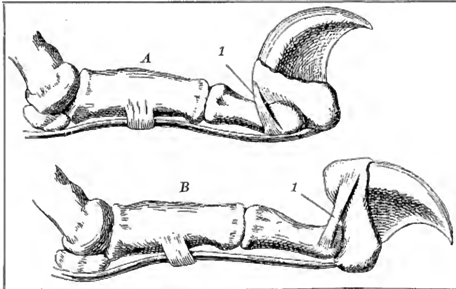


Abb. 141. Skelett einer Katzenzehe, mit zurückgezogener (A) und vorgestreckter (B) Kralle.
1 elastisches Band, das das Krallenglied zurückzieht, in B durch den Zug des Streckmuskels gedehnt. Nach Mivart.

Die besondere Stellung der Zehen, wie wir sie bei den Vögeln finden, und die ein Umgreifen von Zweigen gestattet, kommt auch vielen Vierfüßlern zu, die im Geäst und Zweiggewirr der Büsche und Bäume klettern. Bei den Chamäleons sind die Finger und Zehen in je zwei einander gegenüberstehende Gruppen geteilt. Unter den Säugern ist die Gegenstellung (Opposition) der Finger und Zehen bei vielen Formen aus verschiedenen Ordnungen zu beobachten, so bei vielen Beuteltieren, bei Chiromeles unter den Fledermäusen, bei den Nagern Lophiomys und Pithecheir und bei vielen Primaten, wenn nicht diese Zehe bei ihnen rudimentär ist. Stets ist es der erste (innere) Finger und die erste Zehe, die den übrigen gegenübergestellt werden; nur bei dem Beutelbär (Phascolarctus) ist an den Vordergliedmaßen außer dem Daumen noch der zweite Finger den drei übrigen entgegengestellt. Dabei ist der Ausdruck, daß der Fuß damit zur Hand geworden sei, durchaus abzuweisen; denn die Anordnung und Form der Skeletteile und Muskeln an der greifenden Hintergliedmaße ist trotz der Veränderung in der Einlenkung der Zehe die eines typischen Säugerfußes geblieben. Beim Klettern der Vierfüßler kommt die ziehende Tätigkeit der vorderen Gliedmaßen mehr zur Geltung als beim Gehen, ja die besten Kletterer unter den Affen haben Arme, die an Länge und Stärke die Beine



Abb. 112. Kletternder Schwarzspecht (Dryocopus martius L.).

übertreffen; bei Schimpanse, Gorilla, Gibbon und Orang sind sie 1,1, 1,17, 1,31 und 1,4 mal so lang wie diese. Besonders bei den Gibbons wird die Ausbildung der Arme in einer Weise zur Fortbewegung ausgenutzt, wie wir es von keinem anderen Tiere kennen: zu dem Schwingen von Ast zu Ast. Durch die Tätigkeit des einen Armes und des Rumpfes wird der am andern Arme hängende Leib in Pendelschwingungen versetzt, bis der Schwung das Tier eine Strecke weit durch die Luft trägt; der andre ausgestreckte Arm greift nach einem Zweig, und der Schwung wird gleich benutzt, das Manöver zu wiederholen. Sie können so mit einem Schwung Strecken von 12—14 m durchsausen.

Daß bei manchen amerikanischen Baumsäugern das Ende des Schwanzes zu einem Greiforgan umgebildet ist und zur Unterstützung des Kletterns dient, wurde schon erwähnt (S. 147). Verschiedene Abstufungen solcher Umbildung sehen wir bei neuweltlichen Affen nebeneinander vorkommen: während bei den Kapuzineraffen (Cebus) das Schwanzende noch ringsum behaart ist und sich nur durch Verbreiterung der Wirbel zum Greifen angepaßt zeigt, ist es bei den Brüllaffen (Mycetes), Wollaffen (Lagothrix) und Klammeraffen (Ateles) auf der Unterseite nackt und dient zugleich, dank seinem Reichtum an Nervenendigungen, als wichtiges Tastorgan; besonders bei den Klammeraffen stellt sich der Schwanz geradezu als einfingrige Hand dar.

Die sonderbarsten Klettervorrichtungen sind diejenigen, die ein Haften an glatten Flächen gestatten. Wir sehen Fliegen und Bienen an den Fensterscheiben, den Laub-

frosch an der Wand seines Glases, den Gecko an der Zimmerdecke sich bewegen. Was hält sie dort fest? Bei den Bienen steht zwischen den Krallen am letzten Fußglied ein häutiger Haftlappen, der Pulvillus (Abb. 143); wenn nun eine Oberfläche zu glatt ist, als daß die Krallen dort einen Halt finden könnten, so klappen sie ein und werden unter den Fuß gezogen, und zugleich ändert dieser seine Lage und heftet den Pulvillus an die Unterlage an; dieser klebt durch Adhäsion, die durch ein feuchtes Sekret erhöht wird. Ähnliche Haftlappen finden sich bei den Zweiflüglern und Wanzen in der Zweizahl an jedem Fuß. In anderen Fällen sind es die Sohlenflächen der Tarsalglieder, die angeheftet werden: bei den Heuschrecken z. B. sind sie nackt und von weicher Beschaffenheit, bei vielen Käfern aber sind sie mit zahlreichen Härchen bürstenartig besetzt. Das Sekret, das zur Erhöhung der Adhäsion abgeschieden wird, kann unmöglich klebrig sein und die Tiere geradezu festleimen; denn sonst müßte ja eine Fliege, die eine ganze Nacht hindurch auf der gleichen Stelle an einem Spiegel sitzt, am Morgen dort festgeklebt sein.

Für größere Tiere reichen natürlich so kleine Haftvorrichtungen, wie sie die Insekten haben, nicht aus. Beim Gecko stehen auf der Sohle der verbreiterten Finger und Zehen birnförmige Haftscheiben, die aus querverlaufenden, je nach den Gattungen in einer oder zwei Reihen parallel angeordneten Hautläppchen bestehen. Diese Läppchen sind auf der Unterseite mit einem dichten Polster feinster Börstchen besetzt und können allen Unebenheiten der Unterlage genau angedrückt werden durch Vermittlung eines Schwellapparats, der sich in Gestalt von einer oder mehreren Blutkammern zwischen Zehenskelett und -sohle einschiebt. Früher wurde meist angenommen, daß es durch anfängliches Anpressen und darauf folgendes Aufrichten der Plättchen zur Verdünnung der Luft zwischen ihnen kommt, daß also eine Art Saugwirkung stattfinde; doch die Ansicht wird dadurch widerlegt, daß eine einzige, mit zehn Gramm belastete Haftzehe, die an Schreibpapier angedrückt ist, auch im luftverdünnten Raume nicht abfällt. Drüsen zum Anfeuchten der Haftlappen fehlen hier sicher. Die Vermutung, daß durch elektrische Kräfte eine Anziehung zwischen Zehen und Unterlage erzeugt werde, ist vielleicht nicht ganz abzuweisen; doch fehlt noch jeder experimentelle Nachweis dafür.

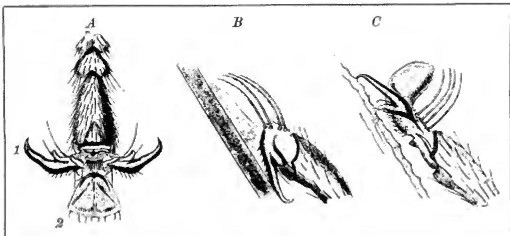


Abb. 143. Endglied des Fußes der Honigbiene von unten (*A*) und die Haltung seiner Anhänge bei Bewegung an glatter (*B*) und an rauher (*C*) Unterlage. *1* Kralle, *2* Pulvillus. Nach Cheshire.

Auch beim Haften des Laubfrosches handelt es sich nicht um ein Festhalten der verbreiterten Zehenballen infolge von Luftdruck. Vielmehr wirkt einfach die Adhäsion, die noch durch das Sekret der Ballendrüsen vermehrt wird; der Haftballen wird dabei nicht einfach der Unterlage angedrückt, sondern daran ein wenig vorbeigezogen. Auch der Bauch und die Kehle adhärieren an der Unterlage, der sie sich eng anschmiegen, und

unterstützen so die Zehen; beim Anspringen fungieren aber zunächst nur diese. In ähnlicher Weise, durch Anhaften seiner feuchten Unterseite an der Unterlage, klettert auch der Molch Spelerpes (Abb. 139), und unsere Wassermolche vermögen auf solche Weise aus Aquariengläsern mit senkrechten Wänden zu entkommen.

Ein Festhalten an glatten Flächen wird auch von einem primitiven Verwandten der Huftiere, dem Klippschiefer (Hyrax) berichtet. „Hat man einen geschossen und will ihn packen, so haftet er mit seinen Füßen im Todeskampf am glatten Fels, als sei er angewachsen". Die elastischen Sohlen des Tieres tragen mehrere, durch tiefe Spalten getrennte schwielige Polster, die bei großer Weichheit sich eng an das Gestein anlegen können; auf ihnen münden sehr zahlreiche Schweißdrüsen, die fünfzehnmal dichter stehen als auf der Handfläche des Menschen. So wird also auch hier wohl das Haften durch das Sekret befördert. — Manche Affenformen, wie Inuus und Cercopithecus, vermögen steile und glatte Flächen zu erklimmen und können z. B. an steilstehenden Brettern hinauflaufen. Ob die Haftballen ihrer Sohlen ebenso wirken wie beim Klippschiefer, bedarf noch der genaueren Untersuchung.

γ) Der Flug.

Für die Bewegung in freier Luft, den Flug, kommen dieselben Nachteile und Vorteile wie für die Bewegung im Wasser in Betracht, nur jedes in verstärktem Maße. Dasselbe Medium dient durch seinen Widerstand dem fliegenden Körper als Stütze für die Fortbewegung und hemmt seine Bewegungen; nur ist hier die Hemmung sehr gering, andrerseits aber die Stütze, die sich den Bewegungsorganen in der Luft bietet, in eben dem Maße vermindert. Die Schwierigkeiten der Bewegung in der Luft sind aber durch die wunderbaren Anpassungen in der Körperausstattung der Flugtiere überwunden, und so ist der Flug zur vollendetsten Form der Ortsbewegung geworden: die höchsten Geschwindigkeiten, die lebende Wesen erreichen können, erlangen sie im Flug — es ist nicht zu viel gesagt, daß der Mauersegler mit dem Sturmwind um die Wette die Luft durcheilt — und bei dem ununterbrochenen Zusammenhange des Luftmeers bietet sich dieser Fortbewegung kein Hindernis, wie es für die Wassertiere das Land, für die Landtiere das Wasser bedingt. Überdies wird durch die Anpassung an den Flug nur selten die Bewegung auf festem Boden, oft auch nicht die auf dem Wasser, ja zuweilen nicht einmal die im Wasser unmöglich gemacht. So bietet die Bewegung in der Luft überaus günstige Existenzbedingungen, und es ist kein Wunder, daß zwei von den drei Tiergruppen, bei denen das Flugvermögen fast allgemein ist, eine so ungemeine Entwicklung und Artenmannigfaltigkeit aufweisen: die Zahl der lebenden Insektenarten wird auf 280000, die der Vogelarten auf 13000 geschätzt, und rechnen wir davon 30—40000 Arten ab, bei denen das Flugvermögen wieder verkümmert ist, so bleiben etwa 260000 Arten lebender Tiere, die 600 Fledermausarten eingerechnet, welche fliegen können; das ist, wenn nach der gleichen annähernden Schätzung die Gesamtzahl der lebenden Tierarten 420000 beträgt, mehr als 60%. Ja, da für die Ausübung eines dauernden Fluges die Wasserbewohner, wie Cölenteraten, Stachelhäuter, Würmer, Krebse, Fische und auch die trägen Mollusken nicht in Betracht kommen, können wir sagen, daß Dreiviertel aller Landtiere Flugfähigkeit besitzen.

Nicht ein eigentlicher Flug ist die Bewegung der fliegenden Fische durch die Luft. Besonders in den tropischen Meeren gibt es eine reiche Menge dieser Tiere; sie gehören den Gattungen Exocoetus (Abb. 122, S. 195) und Dactylopterus an, die einander ver-

wandtschaftlich ferne stehen, und es kann kein Zweifel sein, daß sie ihr Schwebvermögen unabhängig voneinander erworben haben. Durch starke Ruderbewegung des Schwanzes erreicht der Fisch, im Wasser schräg noch oben schwimmend und so gleichsam einen Anlauf nehmend, eine große Beschleunigung. Wenn er dann über die Oberfläche herausschießt, so ist plötzlich der Widerstand, der seiner Fortbewegung entgegensteht, ganz erheblich verringert, und der Fisch durcheilt die Luft mit größter Geschwindigkeit: auf diese Weise kann er nicht nur augenblicklich seinen Verfolgern entgehen, sondern ihnen auch einen nicht unbeträchtlichen Vorsprung abgewinnen. Diesen „Flug“ oder besser Sprung durch die Luft zu verlängern, dienen bei beiden Gattungen die außerordentlich vergrößerten Brustflossen. Beim Ansturm durch das Wasser liegen sie zusammengefaltet der Körperseite an und werden in dem Augenblick ausgebreitet, wo der Fisch das Wasser verläßt. Hier dienen sie nur als Fallschirme und helfen durch Vermehrung der Unterfläche den Fisch in der Luft tragen. Die heftig vibrierenden Bewegungen, die man zuweilen an den Brustflossen bemerkt, sind keine aktiven Flugbewegungen, sondern entstehen durch den starken, beim Sprung entstehenden Gegenwind. Die Flossenmuskulatur würde für solche Bewegungen viel zu schwach sein. Dagegen kommen vielleicht langsame aktive Bewegungen der Flossen vor, wodurch eine Veränderung der Flugrichtung oder auch, wenn der Vorderrand der Flossen etwas erhoben und dem Gegenwind die Unterseite geboten wird, eine geringe Erhebung der Flugbahn unter Verkürzung ihrer Länge erreicht wird. Wenn der Fisch sich beim Dahinschwirren über einen entgegenkommenden Wellenkamm erhebt, so geschieht das nicht durch Eigenbewegung, sondern die über die Kämme hinwegstreichenden Luftschwaden erreichen den Fisch schneller als die Wellen und heben ihn über die seinem „Fluge“ gefährliche Stelle hinweg. Wenn der Fisch während des Fluges das Wasser mit dem Schwanz berührt, kann er sich durch Ruderbewegungen mit demselben einen neuen Anstoß geben. Auf diese Weise können die Fische bis zu 18 Sekunden in der Luft schweben und dabei bis 120 m und mehr durcheilen. Mit dem Wind ist ihre Geschwindigkeit größer als gegen den Wind; ja kleine Formen werden durch Gegenwind wieder in das Wasser zurückgeworfen.

Das wirkliche Fliegen in der Luft kann nie in der Weise geschehen, wie vielfach das Schweben im Wasser, oder wie die Luftreisen, die der Mensch mit seinen Luftschiffen zu machen imstande ist: durch Verringerung des spezifischen Gewichts. Wenn der Fisch durch die Luft in seiner Schwimmblase leichter wird als Wasser, so kann doch das Insekt durch Aufnahme von Luft in seine Tracheenblasen (vgl. unter Atmung) oder der Vogel durch Füllung seiner Luftsäcke sein Übergewicht gegenüber der Luft nicht vermindern. Ein Körper verliert in einem Medium so viel von seinem absoluten Gewicht, das er im luftleeren Raume hat, als das Gewicht der verdrängten Masse jenes Mediums beträgt. Wenn also ein Tier sein Volumen durch Aufnahme einer gewissen Luftmenge vergrößert, so verdrängt es um die gleiche Menge mehr Luft als zuvor; aber sein absolutes Gewicht nimmt auch um das Gewicht dieser mehr verdrängten Luftmenge zu: sein Übergewicht bleibt unverändert. Im Vogelkörper erwärmt sich zwar die aufgenommene Luft und dehnt sich dabei aus; aber die geringe damit erreichte Erleichterung hat man für einen Vogel von 1 kg Gewicht auf 0,1 g berechnet; sie wird durch wenige Nahrungsbrocken, die der Vogel aufnimmt, wett gemacht.

So muß also der Körper des Fliegers durchaus durch die Kraft seiner Flugorgane getragen werden. Diese sind stets so gebaut, daß sie durch schnelle Bewegungen in der Luft einen Widerstand erzeugen, der sie und mit ihnen den Körper zugleich hebt und

vorwärts treibt. Die Mittel dazu sind große Flugflächen, die, am Körper des Fliegers eingelenkt, sich von oben nach unten bewegen. Der vordere Rand dieser Flächen ist versteift, bei den Insekten durch eine stärkere Randader, bei den Vögeln und Fledermäusen durch das Knochengerüst der zum Flügel umgewandelten Vordergliedmaßen. Beim Herunterschlagen gibt der elastische hintere Teil der Flugfläche dem Luftwiderstande nach und stellt sich schräg nach oben: der Widerstand der Luft wirkt senkrecht gegen diese schräge Fläche und treibt so nach oben und vorwärts. Gerade also auf dieser Einrichtung beruht die Triebkraft des Flügelschlags. Wenn man an dem Flügel einer Libelle durch Aufstreichen von Gummi arabikum den Hinterrand versteift, so daß er dem Vorderrande an Stärke gleichkommt, wird das Tier unfähig zu fliegen; trägt man die gleiche Masse Gummi auf den Vorderrand auf, so ist die Flugfähigkeit nicht beeinträchtigt, ein Zeichen, daß es nicht die Mehrbelastung ist, was hindernd wirkt. An dem in ausgespanntem Zustande getrockneten Flügel eines größeren Vogels, etwa eines Bussards, kann man sich von der vorwärts treibenden Kraft mit Leichtigkeit überzeugen: zielt man mit einem solchen Flügel, der in der Stellung wie beim fliegenden Vogel durch die Luft geschlagen wird, etwa nach einer Tischecke, so wird er stets durch den Luftwiderstand in der Richtung seiner starren Vorderkante an dem Ziel vorbeigedrängt. Die nach oben drückende, hebende Komponente des Luftwiderstands wirkt der Schwere des Körpers entgegen: wenn sie sie einfach überwindet, so geht der Flug geradeaus, wenn sie sie übertrifft, steigt er an. Die horizontale Komponente findet in dem Luftwiderstand, der der Vorwärtsbewegung entgegensteht, nur eine geringe Gegenwirkung: sie treibt also den Flieger nach vorn. Aus dem geschilderten Bau der Flugflächen ergibt es sich ohne weiteres, daß ein Rückwärtsflug unmöglich ist. Die Flugorgane sind stets vor und über dem Schwerpunkte des Körpers eingelenkt; beim Fluge erscheint der Körper an den durch den Luftwiderstand gestützten Flügeln aufgehängt und befindet sich so im stabilen Gleichgewicht: er wird von den Flügeln durch die Luft geschleift.

Die Wirkung des Flügelschlages hängt von der Größe des Luftwiderstandes ab, und dieser wird bedingt durch die Größe der Flügelfläche und durch die Geschwindigkeit, mit der sie durch die Luft geführt wird. Der Luftwiderstand würde der Größe der Flügelfläche proportional sein, also z. B. doppelt so groß bei doppelter Fläche, wenn diese bei der ganzen Bewegung horizontal gestellt bliebe, also alle ihre Punkte gleiche Geschwindigkeit hätten. In Wirklichkeit aber bewegt sich ja der Flügel um ein Gelenk, das an seinem einen Ende liegt, und die von diesem entferntesten Teile haben die größte, die ihm nächsten die geringste Geschwindigkeit. Daher kommt es, daß von zwei Flügeln mit gleichem Flächeninhalt, von denen der eine kürzer und breiter, der andere länger und schmäler ist, bei gleichem Ausschlagswinkel und gleicher Schlagdauer der längere eine größere Wirkung erzielt als der kürzere. Die besten Flieger in allen drei fliegenden Tiergruppen haben daher lange schmale Flügel, so unter den Insekten die Libellen und die Schwärmer, unter den Vögeln Mauersegler, Schwalben und Falken, und unter unseren Fledermäusen die frühfliegende Vesperugo noctula Keys.-Bl.

Die Geschwindigkeit, mit der der Flügel durch die Luft geführt wird, ist von höchstem Einfluß auf die Größe des Luftwiderstandes; denn dieser wächst mit dem Quadrate der Geschwindigkeit, ist also bei doppelter Geschwindigkeit viermal, bei dreifacher neunmal so groß als bei einfacher. Deshalb finden gerade die Enden der Flügel den größten Widerstand; so sind denn die äußersten Schwungfedern für einen Vogel am wichtigsten: die 4 oder 5 ersten Schwingen für sich allein können für den Flug einer Taube genügen;

aber ihre Wegnahme macht ihr das Fliegen mit dem Rest des Flügels unmöglich. Was an Flugfläche fehlt, kann durch Geschwindigkeit des Flügelschlags teilweise ausgeglichen werden. Insekten mit verkürzten Flügeln, Vögel mit beschnittenen Schwingen müssen die Zahl ihrer Flügelschläge und damit die Geschwindigkeit der Flügelbewegung steigern, um fliegen zu können. Weil bei großen Tieren eine im Verhältnis gleichgroße Flügelfläche, wegen ihrer absolut größeren Länge und daher größeren Geschwindigkeit, eine viel bedeutendere Wirkung üben würde als bei kleinen, so ist es erklärlich, daß kleine Tiere eine im Verhältnis zu ihrer Masse viel größere Flügelfläche haben als große. Bei einer Fliege (Tabanus infuscatus Lw.) von 0,16 g Gewicht kommen auf 1 g 11000 qmm Flügelfläche, bei einer großen Libelle (Aeschna cyanea Müll.) von 0,92 g ebenso etwa 2500 qmm, beim Ligusterschwärmer (Sphinx ligustri L.) von 1,92 g entsprechend etwa 1000 qmm, bei der Rauchschwalbe von 20 g 675 qmm, beim Mauersegler von 33 g 425 qmm, beim Turmfalken von etwa 260 g 260 qmm und beim Seeadler von 5000 g entsprechend 160 qmm. Aber diese relative Vergrößerung der Flügelfläche bei kleinen Fliegern genügt nicht; sie müssen zugleich auch viel zahlreichere Flügelschläge in der Sekunde ausführen als die größeren, um sich schwebend zu erhalten. Bei gleichgroßen Tieren ist natürlich die Flugleistung je nach Größe und Form der Flügel und nach der Ausbildung der Flugmuskulatur, oder was gleichbedeutend ist, der Häufigkeit und Ausschlagsweite der Flügelschläge wiederum verschieden. Die Silbermöwe, eine Meisterin des Fluges, hat 230 qmm, der gleichschwere Fasan, der sehr ungeschickt fliegt, dagegen nur 88 qmm Flügelfläche auf 1 g Körpergewicht.

Wie für die Bewegung von Ruderflossen, etwa der Ruderflosse eines Schwimmvogels, im Wasser, so gilt es auch für die Bewegung des Flügels in der Luft, daß die Aufwärtsbewegung, das Heben des Flügels, anders geschehen muß als das Senken; sonst würde der Flügelfläche durch den Widerstand der Luft beim Heben dieselbe Beschleunigung nach unten erteilt werden wie beim Senken nach oben. Es muß also der Flügel beim Hub so durch die Luft geführt werden, daß der Widerstand, dem er begegnet, möglichst gering ist. Dieser Aufgabe dienen Einrichtungen, die bei jeder der drei Gruppen von Fliegern wieder anders sind, und wir werden das im folgenden in jedem Falle besonders zu erörtern haben.

δ) Die Entwicklung des Flugvermögens.

Die fliegenden Tiere müssen wir, vom Standpunkte der Abstammungslehre, naturgemäß von ungeflügelten Formen ableiten. Die primär flügellosen Insekten, die in der Gruppe der Apterygota zusammengefaßt werden, erweisen sich durch gar manche Punkte ihres Körperbaues als ursprünglichste Formen der Klasse, und ihnen schließen sich in mancher Hinsicht die Geradflügler an, so daß wir sie von ähnlichen Formen ableiten dürfen. Ebenso sind die Vögel mit den Reptilien so nahe verwandt, daß man sie mit ihnen als Sauropsiden zusammengefaßt hat, ja daß man vielleicht sogar versucht sein könnte, sie in diese formenreichste Wirbeltierklasse direkt mit einzubegreifen. In der Archaeopteryx haben wir eine Form, in der Kennzeichen beider Klassen vereinigt sind (vgl. oben S. 74). Die Fledermäuse vollends müssen wir von vierfüßigen Säugern ableiten. Wie können wir uns nun eine allmähliche Entstehung der Flügel und des Flugvermögens bei diesen Tieren vorstellen?

Was die Insekten angeht, so läßt sich sehr wenig Sicheres über den Ursprung der Flügel sagen. Sie sind nicht wie bei den Wirbeltieren umgebildete Gliedmaßen. Sie sitzen ursprünglich in je einem Paar an der Rückenseite des mittleren und hinteren Brust-



Abb. 144. Fliegendes Eichhorn, Sciuropterus volucella Pall.

segments und sind flache Platten, die aus zwei miteinander verklebten Chitinhäuten bestehen und durch die stärker chitinisierten, mit Blutbahnen, Luftröhren und Nerven versehenen „Adern" gestützt werden. Wo nur ein Paar vorkommt, wie bei den Fliegen oder den schmarotzenden Strepsipteren (Stylops), da ist das andere Paar zurückgebildet, bei den Fliegen das hintere, bei Stylops das vordere. Lubbock glaubte, daß die abgeplatteten, beweglichen Tracheenkiemen, die sich am Abdomen mancher Eintagsfliegenlarven finden, den Flügeln wesensgleich seien, daß mit anderen Worten die Flügel als



Fliegender Drache (Draco fimbriatus Kuhl). Männchen „fliegend“, Weibchen sitzend.

Umbildungen von Tracheenkiemen der Brustsegmente aufzufassen seien. Diese Ansicht stößt auf mancherlei Schwierigkeiten. Einmal sind wir nicht berechtigt, die geflügelten Insekten von Vorfahren mit wasserbewohnenden Larvenformen, denen ja allein Tracheenkiemen zukommen können, abzuleiten; dann aber bilden sich die Tracheenkiemen bei den Eintagsfliegen aus den Embryonalanlagen abdominaler Beine, und es müßten also gleichwertige Tracheenkiemen der Brustsegmente den Beinen ansitzen. Eher erscheint die Hypothese wahrscheinlich, daß sich die Insektenflügel bei springenden Insekten aus selbständigen Verbreiterungen und Verlängerungen der Rückenschilder von Mittel- und Hinterbrust durch Abgliederung ausbildeten, und daß sie anfangs nichts anderes waren als fallschirmartige Einrichtungen, die zur Verlängerung der Sprünge dienten, ähnlich wie auch jetzt noch bei vielen Grasheuschrecken die Flügel nur beim Sprung gebraucht werden.

Ganz anders bei den Wirbeltieren! Hier sind die Flugorgane nicht völlige Neuerwerbungen, sondern Umbildungen schon vorhandener Organe, und zwar stets der vorderen Gliedmaßen. Ihre skelettliche Grundlage besitzt in aller Deutlichkeit die Knochen des Wirbeltierarmes; deren Verwendung aber für das Zustandekommen der Flugfläche ist verschieden, je nachdem wir eine der ausgestorbenen geflügelten Echsen aus der Jura- und Kreidezeit oder einen Vogel oder eine Fledermaus vor uns haben (Abb. 29 S. 62). Bei den Flugsauriern ist ein Finger, der fünfte, in erstaunlicher Weise verlängert und dient dazu, eine seitliche Hautfalte des Rumpfes und Armes als Flugfläche auszuspannen; der 2.—4. Finger bleiben kurz und tragen kräftige Krallen. Die Fledermäuse haben eine ähnliche Flughaut; aber sie wird durch vier Finger, den 2.—5., in Spannung gesetzt und erstreckt sich bis zur Hintergliedmaße, ja kann auch noch den Schwanz umgeben; der stark bekrallte Daumen bleibt kurz. Bei den Vögeln endlich sind die drei noch vorhandenen Finger nicht besonders verlängert; die Knochen der Hand sind teilweise verwachsen und tragen, zusammen mit dem Unterarm, die Schwungfedern, von denen die Flügelfläche gebildet wird.

Die Umwandlung der Vordergliedmaßen zu einem Flügel konnte nicht mit einem Schlage vor sich gehen; es müssen allmähliche Übergänge vorhanden gewesen sein. Wir kennen nun zwar kein Wirbeltier mit der Vorstufe eines Flügels, das wir als direkten Vorfahren einer der drei fliegenden Gruppen auffassen dürften. Wohl aber haben wir bei zahlreichen anderen Wirbeltieren unvollkommenere Flugeinrichtungen, Fallschirme, die dazu geeignet sind, einen Sprung zu verlängern, wie etwa die großen Brustflossen der fliegenden Fische. Alle luftlebenden Wirbeltiere, die solche Einrichtungen besitzen, sind Klettertiere, und ebenso ihre nächsten Verwandten: so der „fliegende" Frosch der Sundainseln (Rhacophorus reinwardtii Boie), ein Verwandter der Laubfrösche, die Flugdrachen (Draco) (Tafel 5) und der fliegende Gecko (Ptychozoon) und unter den Säugetieren die Flugbeutler (z. B. Petaurus), die Flughörnchen (Pteromys, Sciuropterus u. a., Abb. 144), die Flugbilche (Anomalurus) und der Flattermaki (Galeopithecus). Die Vergrößerung der Unterfläche, die als Fallschirm wirkt, wird beim Frosch durch Hautfalten zwischen den langen Zehen und beim Flugdrachen durch eine seitliche, durch die langen Rippen ausgespannte Hautfalte des Rumpfes gebildet; bei den Säugern sind es überall seitliche Falten am Rumpfe, die durch Spreizen der Gliedmaßen gespannt werden. Den Fallschirm gebrauchen diese Tiere, wenn sie von hohen Bäumen herab schräg nach unten springen. Die kleinen Drachen mit ihrem etwa 10—15 cm langen Rumpf können auf diese Weise Sprünge von 6—8 m machen; der Flattermaki kann bis 65 m weit springen, wobei er auf 5 m nur um 1 m sinkt.

Ähnlich mögen die kletternden Vorfahren der Flugsaurier und Fledermäuse ihre Flughäute zum Schweben benutzt haben, während die Vogelahnen die verbreiterten Vordergliedmaßen selbst als Fallschirme brauchten. Bei allen drei Gruppen lassen sich jedenfalls noch Anzeichen von ehemaliger großer Kletterfähigkeit nachweisen, die es wahrscheinlich machen, daß sie von Baumtieren abstammen. Bei Fledermäusen besteht die Bewegung, wenn sie nicht fliegen, im Klettern; an Baumrinden und Felswänden bewegen sie sich recht geschickt, auf dem Boden dagegen sind sie schwerfällig. Für die Kletterfähigkeit der Flugsaurier sprechen die starken Krallen der Finger und Zehen. Bei den Vögeln ist die Gegenstellung der ersten Zehe gegen die drei anderen und die Sperrvorrichtung, die den Klammergriff der Zehen fixiert (vgl. oben S. 166), so weit verbreitet, daß man sie als Erbschaft von dem gemeinschaftlichen Ahnen ansehen kann; es sind das aber Einrichtungen, die nur für ein baumbewohnendes Tier von Bedeutung sind. Der Urvogel Archaeopteryx hat noch an drei Fingern des Flügels auffallend kräftige Krallen, die zum Klettern gedient haben mögen, wie ja auch jetzt noch die Jungen eines brasilianischen Hühnervogels, Opisthocomus hoazin Müll., die später verschwindenden Fingerkrallen ausgiebig zum Klettern benutzen. Der lange, zweizeilig befiederte Schwanz der Archaeopteryx diente wohl auch zur Vergrößerung der Unterfläche beim Schweben, ebenso wie der breitbehaarte Schwanz des Eichhörnchens; bei diesem verzögert der Schwanz das Sinken und verlängert den Sprung; Eichhörnchen, die des Schwanzes beraubt sind, vermögen nicht halb so weit zu springen. Wenn bei den echten Fliegern, besonders bei den Vögeln, die Kletterorgane sehr zur Rückbildung neigen, so kann das unbeschadet der Bewegungsfähigkeit des Tieres geschehen, da die hochausgebildeten Flügel den vollkommensten Ersatz bieten.

ε) Der Flug der Insekten.

Über die Vorgänge beim Flug der Insekten haben eine Anzahl Untersuchungen, besonders diejenigen von Marey, Klarheit geschafft. Hält man ein Insekt, etwa eine Wespe oder Fliege, fest, so daß es seine Flügel schwirrend bewegt, so beschreiben die Flügelspitzen eine Figur von der Form einer 8; beim Senken schiebt sich die Flügelspitze nach vorn, unten wird sie nach hinten gezogen, um sich beim Hub wieder nach vorn zu bewegen, worauf oben wieder eine Verschiebung nach hinten erfolgt. Marey machte diesen Weg deutlich sichtbar, indem er die Flügelspitze einer Wespe vergoldete und das Tier im hellen Sonnenschein vor dunklem Hintergrund schwirren ließ. Bei der Vorwärtsbewegung des Insektes muß sich diese Figur in eine Zickzacklinie mit kleinen Schleifen an den Wendepunkten auflösen. Der Insektenflügel behält seine Länge und Breite bei der Bewegung, er wird nicht zusammengefaltet oder durch Einbiegung verkürzt, wie wir das beim Flügel der Vögel und Fledermäuse kennen lernen werden. Der Widerstand, der dem Heben entgegensteht, wird dadurch möglichst vermindert, daß der Flügel vom Tier aktiv in die Lage eingestellt wird, die ihm der Luftwiderstand zu geben strebt. Beim Senken jedoch muß ein möglichst großer Widerstand erstrebt werden, um den Schlag wirksam zu machen.

Die Zahl der Flügelschläge ist bei den Insekten sehr groß. Ein Weißling (Pieris) macht 9, eine Libelle 28, ein Taubenschwänzchen (Macroglossa) 72, eine Biene 190 und eine Stubenfliege 330 Schläge in der Sekunde; die Zahl der Schläge mehrt sich also mit Abnahme der Flügelfläche. Indem man an der bewegten Flügelspitze ein berußtes Papier in bestimmter Geschwindigkeit vorbeizieht, bekommt man eine Anzahl von Anschlägen, an denen durch die vorbeistreichende Flügelspitze der Ruß entfernt ist; zählt

man diese auf einer Strecke, die in einer Sekunde beschrieben wurde, so kann man daraus die Zahl der Flügelschläge entnehmen. Bei den so schnell schlagenden Insekten wie Fliegen und Bienen sind die Luftschwingungen, die durch die Schläge hervorgebracht werden, so zahlreich, daß sie für uns als Ton wahrnehmbar sind; wenn man diesen in seiner Höhe genau bestimmt, so muß die Zahl der Flügelschläge der bekannten Schwingungszahl des Tones gleich sein. Die Ergebnisse dieser Untersuchungsweise wurden mit denen der anderen übereinstimmend gefunden; somit ist es sicher, daß jene erstaunliche Zahl von Flügelschlägen wirklich gemacht wird. Wie ungeheuer die Leistung ist, das wird uns recht deutlich, wenn wir uns bemühen, den Finger möglichst oft hin und her zu bewegen; über 10 Bewegungen in einer Sekunde kommen wir kaum hinaus!

Bei den Fliegen erklärt sich die überaus hohe Zahl der Flügelschläge damit, daß die Flugfläche infolge der Rückbildung des hinteren Flügelpaares besonders klein ist. Bei den Käfern ist zwar ebenfalls nur ein Flügelpaar in Tätigkeit, denn die zu Flügeldecken umgewandelten Vorderflügel machen keine Flugbewegungen; hier ist aber der Ersatz nicht durch Vermehrung der Schwingungszahl, sondern durch Vergrößerung der Fläche der Hinterflügel erreicht: diese haben eine solche Länge bekommen, daß sie unter den Flügeldecken keinen Platz finden, wenn sie nicht gefaltet werden. Die Faltung besteht in der Hauptsache in einer queren Einknickung des äußersten Flügelendes, neben der auch leichte Längsfaltungen einhergehen. Das Zusammenfalten und Entfalten geschieht automatisch zugleich mit dem Zurücklegen und Ausspannen der Flügel, wovon man sich an einem frisch getöteten Käfer überzeugen kann. Beim Zurücklegen wird die Vorderrandader (Kostalader) der ihr parallelen folgenden Ader (Diskoidalader) genähert; der zwischen ihnen gelegene Teil der Flügelmembran faltet sich nach unten, und zugleich klappt die Flügelspitze nach unten um. Umgekehrt wird beim Ausspannen die Flügelmembran zwischen Kostal- und Diskoidalader gespannt und damit zugleich das Aufklappen der Flügelspitze bewirkt. Die Flügeldecken werden bei den meisten Käfern im Fluge ausgestreckt gehalten und dienen sowohl zur Vermehrung der Unterfläche als auch zur Erhöhung der Stabilität des Käfers beim Flug, zum Balancieren. Nur die Rosenkäfer (Cetonia) halten nach Entfaltung der Flugflügel die Flügeldecken über dem Hinterleib geschlossen; diese haben am Vorderende ihres Seitenrandes einen Ausschnitt, der eine ungehinderte Bewegung der Flugflügel gestattet. Längsfaltungen der Flügel in der Ruhelage kommen häufig vor: so der Vorderflügel bei den Wespen, der Hinterflügel bei Heuschrecken u. a.; Längs- und Querfaltungen sind mehrfach kombiniert bei den Hinterflügeln der Ohrwürmer (Forficula), die in der Ruhe unter den kleinen Flügeldecken geborgen liegen.

Die Bewegung der Flügel geschieht nur bei den Libellen durch Muskeln, die an den Flügeln selbst angreifen. Bei den meisten anderen Insekten wird sie indirekt hervorgebracht; die Bewegungsmuskeln verändern hier die Form des zweiten und dritten Brustsegmentes: ein längs verlaufender Muskel steigert die Wölbung derselben, ein ihm entgegenwirkendes, vom Rücken zur Bauchseite verlaufendes Muskelpaar zieht die Rückenfläche wieder herab (Abb. 145). Da nun die Flügel an der Grenze der Rücken- und Seitenplatten mit diesen beiden verbunden sind, werden sie dabei gesenkt und gehoben. Kleinere Muskeln, die an der Basis der Flügel angreifen, dienen dann dazu, den Flügeln während dieser Hauptbewegung eine bestimmte Richtung zu geben, sie bei ihrer höchsten und tiefsten Stellung von vorn nach hinten zu ziehen und sie beim Heben mit der Fläche in die Bewegungsrichtung einzustellen. Bei den Immen (Hymenopteren) mit bedeutend kleineren

Hinterflügeln sind jene Hauptbewegungsmuskeln nur im mittleren Brustsegment vorhanden; die Hinterflügel sind durch zahlreiche Häkchen an ihrem Vorderrande mit den vorderen eng verbunden und werden bei ihrer Bewegung mitgerissen. Wo die Flügel indirekt durch Formveränderung der Brustsegmente bewegt werden, geschieht die Bewegung stets gleichzeitig und im gleichen Sinne. Dagegen kommt es dort, wo jeder Flügel seine eigene Muskulatur hat, vor, daß Vorder- und Hinterflügel sich unabhängig voneinander bewegen, daß z. B. die Hinterflügel die Senkung gerade beendet haben, wenn die Vorderflügel damit beginnen; das gibt dem Flug mancher kleinen Libellen (Agrion) sein eigenartiges Gepräge (Abb. 146).

Abb. 145. Schematischer Querschnitt durch das zweite Brustsegment einer Ameise zur Erläuterung der Flügelbewegung.

Die dorsoventralen Muskeln 1 flachen die dorsale Wölbung der Brust ab (4), die Längsmuskeln 2 erhöhen unter Beihilfe der schrägen Muskeln 3 die Wölbung (4'). Dabei wird die Basalplatte, der der Flügel aufsitzt, mitbewegt, so daß bei abgeflachter Rückenwölbung (4) der Flügel erhoben (5), bei gesteigerter Wölbung (4') der Flügel gesenkt wird (5'). Die feineren Richtungsänderungen des Flügels werden durch die kleinen an seine Basis ansetzenden Muskeln bewirkt. Nach Janet, verändert.

Die Größen- und Festigkeitsverhältnisse der beiden hinteren Brustringe werden wesentlich durch die Ausbildung der Flügel bedingt; denn sie bilden den Ursprungspunkt für die Flugmuskeln und umschließen diese, so daß deren Größe auf sie zurückwirken muß (Abb. 147). So ist bei den Libellen (A) mit gleich großen Vorder- und Hinterflügeln der zweite und dritte Brustring etwa gleich gut ausgebildet; bei Fliegen (B) dagegen überwiegt der zweite Brustring, der die Flugflügel trägt, den dritten bei weitem, während bei den Käfern (C) das Umgekehrte der Fall ist. Bei den flügellosen Arbeiterinnen der Ameisen fällt die schwache Entwicklung der beiden hinteren Brustringe im Gegensatz zu ihrer guten Ausbildung bei den geflügelten Geschlechtstieren auf, und dasselbe beobachtet man an ungeflügelten Schmetterlingsweibchen im Vergleich mit ihren geflügelten Verwandten, z. B. in manchen Spannergattungen. Ganz besonders lehrreich aber sind die Verhältnisse bei manchen Blattläusen: bei Aphis padi L. bekommen vivipare Weibchen einer Generation Flügel, während daneben andere der gleichen Generation ungeflügelt bleiben (Abb. 148). „Bei diesen Formen sieht man, wie der Brustabschnitt während des Wachstums der Individuen sich verändert: bei den ungeflügelt bleibenden wird mit jeder Häutung der Brustabschnitt kleiner, der Hinterleib größer; bei denen, die Flügel bekommen, wird der Brustabschnitt größer, der Hinterleib bleibt im Wachstum verhältnismäßig zurück.“ — Natürlich hat daneben auch die Ausbildung der Beine einen Einfluß auf die Gestaltung der Brustringe: wo z. B. die Vorderbeine zu Grab- oder Raubbeinen ausgebildet

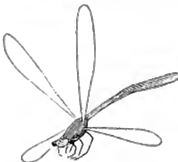


Abb. 146. Flugbild einer Schlankjungfer (Agrion). Die Vorderflügel gesenkt, die Hinterflügel erhoben. Nach einer Momentaufnahme v. Lucien Bull.

sind, wird der vordere Brustring besonders groß, wie bei der Maulwurfsgrille (Gryllotalpa) und Gottesanbeterin (Mantis); im übrigen hat bei Geradflüglern und Käfern der erste Brustring von vornherein eine bedeutende Größe, ohne daß dafür besonders augenfällige Gründe zu erkennen wären, während er bei anderen Gruppen, z. B. Libellen und Fliegen, unbedeutend bleibt.

Änderungen in der Richtung des Fluges können die Libellen, bei denen alle Flugmuskeln unmittelbar an die Flügel ansetzen, durch Modifikationen des Flügelschlags bewirken; daneben nimmt wahrscheinlich der bewegliche Hinterleib an der Steuerung teil, indem durch seine Lageveränderungen der Schwerpunkt verlegt wird. Die letzte Art, den Flug zu lenken, handhaben viele andre Insekten, z. B. Hymenopteren und Schmetterlinge. Bei den Käfern jedoch, deren Hinterleib wenig beweglich ist, geschieht die Verlegung des Schwerpunktes und damit die Änderung der Flugrichtung durch Bewegung der Flügeldecken; werden diese weggeschnitten, so kann der Käfer seinen Flug nicht mehr richten. Bei den Zweiflüglern scheinen die Schwingkölbchen, die Reste der Hinterflügel, bei der Richtung des Fluges eine Rolle zu spielen; doch ist nicht festgestellt, ob sie unmittelbar, durch eigne Bewegungen, oder nur mittelbar, als Organe des Gleichgewichtsinns, den Flug beeinflussen. Die steigende oder fallende Richtung des Flugs hängt von der Schwingungsebene der Flügel ab; je mehr sich diese der Horizontalebene nähert, je mehr also die Körperachse senkrecht steht, um so mehr steigt das Insekt in die Höhe; je mehr dagegen die Flügel in der Vertikalebene schwingen, um so mehr geht der Flug geradeaus.

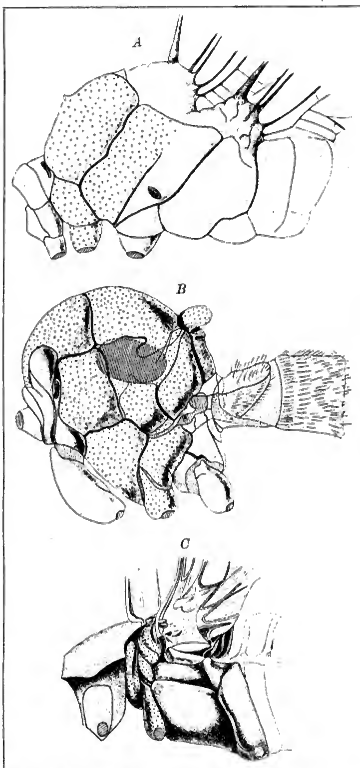


Abb. 147. Größenverhältnis der drei Brustringe bei einer Libelle (Aeschna) (*A*), einer Diptere (Sicus) (*B*) und einem Käfer (Melolontha) (*C*).
Die Mittelbrust ist punktiert, Vorder- und Hinterbrust sind einfach getönt, die Basis des Hinterleibs schwach getönt. Die Ansätze der Beine sind schräg schraffiert, in *B* ebenso die Ansätze der Flügel und Schwingkölbchen. *B* nach Streiff, *C* teilweise nach Strauß-Dürckheim.

Die Flugleistungen der Insekten sind ungemein verschieden. Manche Heuschrecken wie der Warzenbeißer (Decticus), oder die Schnarrheuschrecke (Psophus) können sich selb-

ständig, mit alleiniger Hilfe der Flügel, gar nicht in die Luft erheben; sie bewirken durch ihre Flugbewegung nur eine bedeutende Verlängerung und Erhebung ihrer Sprünge. Der unsichere, kurzdauernde Flug mancher Eintagsfliegen, das taumelnde Schweben der meisten Tagfalter fördern nur mit sehr mäßiger Geschwindigkeit. Andere Formen dagegen sind sehr schnelle und ausdauernde Flieger. Die Wanderheuschrecken vermögen Hunderte von Kilometern weit zu fliegen und kamen z. B. bei mäßigem Winde auf Schiffe, die sich über 300 km vom Lande entfernt befanden; die Libellen (Libellula quadrimaculata L. u. a.) machen zuweilen weite Wanderungen, und der Oleanderschwärmer (Sphinx nerii L.), der nördlich der Alpen nicht zum Ausschlüpfen kommt, ist schon bei Riga gefangen worden, muß also eine Strecke von mehr als 1200 km durchflogen haben. Über die Geschwindigkeit des Insektenflugs haben wir nur ganz wenige genaue Untersuchungen; meist sind es nur Schätzungen, bei denen auf wichtige Momente, wie befördernden oder hemmenden Wind, keine Rücksicht genommen ist. Standfuß beobachtete, daß Männchen des Abendpfauenauges (Smerinthus ocellata L.) zu den in 2040 m Entfernung ausgesetzten Weibchen in nicht ganz 6 Minuten gelangten; das bedeutet eine Geschwindigkeit von 6 m in der Sekunde, was auch durch einen anderen Versuch bestätigt wurde. Die Geschwindigkeit der Stubenfliege soll zwischen 1,5 und 1,7 m in der Sekunde betragen. Die Libellen flogen nach Hagen bei einer Wanderung mit der Geschwindigkeit eines kurzen Pferdetrabs, also nur etwa 3,5 m in der Sekunde. Gewöhnlich fliegen sie jedenfalls viel schneller: nach einer Beobachtung von Leeuwenhoek jagte eine Schwalbe in einem langen Gange einer Libelle nach, ohne sie erhaschen zu können; das würde, wenn wir bei so beschränkter Flugbahn die Geschwindigkeit der Schwalbe niedrig veranschlagen, doch immerhin mindestens 15 m in der Sekunde bedeuten. Daß Stechfliegen mit schnell laufenden Pferden gleichen Schritt halten und sie sogar umfliegen können, weist auf immerhin 4 m und mehr Geschwindigkeit in der Sekunde hin. Aus allem geht jedenfalls hervor, daß Insekten sehr bedeutende Geschwindigkeiten erreichen können. So tüchtige Flieger wie die großen Libellen, die Schwärmer und viele Fliegen können im Fliegen auch unter beschleunigtem Flügelschlag an einer Stelle in der Luft still stehen, wie die Raubvögel es beim Rütteln tun. Die größeren schnellfliegenden Insekten mit breiten Flügeln vermögen auch nach erlangter größerer Geschwindigkeit den Flügelschlag einzustellen und einige Zeit von ihren Flügeln getragen dahinzuschweben, wie

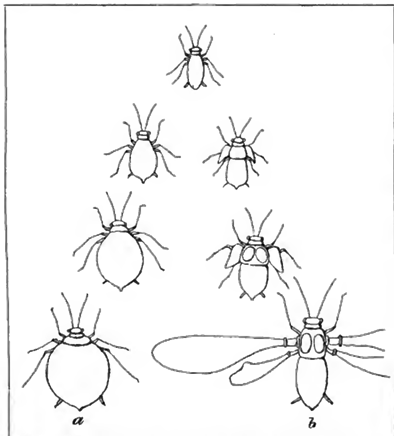


Abb. 148. Verwandlung bei einer Blattlaus (Aphis padi L.) zu ungeflügelten (a) und geflügelten (b) Geschlechtstieren. Nach Kratz.

z. B. die Segelfalter und die tropischen Ornithoptera- und Morpho-Arten unter den Tagschmetterlingen; die ausgebreiteten Flügel wirken dabei wie Papierdrachen.

ζ) Der Flug der Fledermäuse.

Die Fledermäuse haben eine Flughaut, die im Verhältnis zum Körper sehr groß ist (Abb. 149); sie sind darin mit den Tagfaltern unter den Schmetterlingen vergleichbar. Ihre Unterfläche wird häufig noch durch eine von den Beinen zum Schwanz gespannte Haut vermehrt, und die starke Entwicklung der Ohrmuscheln bei manchen Formen dient wohl, außer zur Verfeinerung des Gehörs, auch mit zur Vergrößerung der Unterfläche. Als Ursprungsort der starken Flugmuskulatur ist der Brustkorb sehr umfangreich, die Rippen



Abb. 149. Gemeine Fledermaus (Vespertilio murinus Schreb.).

flachgedrückt und engstehend; auch der Schultergürtel ist sehr gut ausgebildet, was besonders im Vergleich zu dem schwachen Beckengürtel auffällt. Beim Aufwärtsheben wird die Fläche der Flügel ziemlich stark zusammengeklappt, das einzige Mittel, wodurch bei solcher Anordnung der Flughaut der Luftwiderstand im Hub vermindert werden kann. Der Flug der Fledermäuse ist bei den einzelnen Gattungen und oft auch Arten verschieden und hängt mit der Form des Flugapparats auf engste zusammen. Die Flügel sind bald gestreckt und spitz, bald breit und stumpf (Abb. 150) und wir können dementsprechend Schmalflügler (*A*, Gattung Vesperugo) und Breitflügler (*B*, Gattungen Rhinolophus und Vespertilio) unterscheiden. Wenn wir mit Blasius die Länge des 3. Fingers (a) als Vielfaches des 5. (b), und die Länge des Flügelrandes zwischen 4. und 5. Finger (c) als Vielfaches des Randes zwischen 3. und 4. Finger (d) berechnen und dabei $b = 10$ und $d = 1$ setzen, so lassen sich unsere heimischen Arten nach der

Summe a + c in eine Reihe anordnen, die genau die Abstufung ihrer Flugfähigkeit angibt. Für die frühfliegende Fledermaus (Vesperugo noctula Keys.-Bl.), unseren besten Flieger, ist diese Summe 16 + 3 = 19; für unsre anderen Vesperugo-Arten schwankt sie zwischen 17 und 15,4; dagegen hat der beste Flieger unter den Breitflüglern, die Bartfledermaus (Vespertilio mystacinus Leisl.) den Index 14, 6, die anderen Vespertilio-Arten meist nur 14,2.

Die Schmalflügler mit ihren langgestreckten derben Flughäuten, und besonders die frühfliegende Fledermaus (V. noctula Keys.-Bl.) fliegen schnell, in gestreckter Bahn, mit scharfen, plötzlichen Wendungen; der Ausschlag der Flügel ist meist gering, und nur bei scharfen Wendungen wird er vergrößert; sie können auch mehr oder weniger weite Strecken ohne Flügelschlag dahinschweben. Sie fliegen hoch und scheuen auch vor Sturm und Regen nicht zurück. Die Breitflügler dagegen müssen mit ihren zarten Flügeln weit ausholen und flattern mehr gemächlich; ihr Flug sieht ungeschickt schwankend aus, geht meist niedrig und ermüdet schnell, so daß sie häufig ausruhen müssen. Mit dem Steuern des Fluges dürfte die Flughaut zwischen Hintergliedmaßen und Schwanz zu tun haben; sie ist bei den insektenfressenden Fledermäusen, die bei der Jagd scharfe Wendungen machen müssen, gut entwickelt, fehlt aber den fruchtfressenden fliegenden Hunden. In der Ruhe hängen sich die Fledermäuse mit den Krallen ihrer Hintergliedmaßen an Felsvorsprüngen, Ästen, Dachsparren u. dgl. auf und bekommen die zum Abfliegen nötige Anfangsgeschwindigkeit, indem sie sich mit ausgebreiteten Flügeln fallen lassen. Ihre Bewegungen am Boden sind sehr ungeschickt, da die Knie ihrer schwachen Hintergliedmaßen, wegen ihrer Haltung beim Ausspannen der Flughaut, nach der Seite und etwas nach hinten gerichtet sind. Sie suchen daher, wenn sie auf den Boden gelangen, möglichst einen erhabenen Gegenstand zu erklettern, um ihre Flughäute gebrauchen zu können.

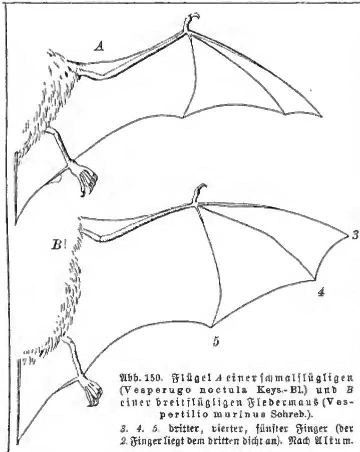


Abb. 150. Flügel A einer schmalflügligen (Vesperugo noctula Keys.-Bl.) und B einer breitflügligen Fledermaus (Vespertilio murinus Schreb.).
3. 4. 5. dritter, vierter, fünfter Finger (der 2. Finger liegt dem dritten dicht an). Nach Altum.

Für die Geschwindigkeit der Fledermäuse sind genaue Zahlen noch nicht ermittelt; jedenfalls ist es übertrieben, wenn man den Flug von V. noctula Keys.-Bl. mit dem der Schwalben gleichstellt. Die Flugleistungen aber, die sie erreichen, sind nicht unbedeutend. Für eine Anzahl unserer Fledermäuse ist es festgestellt, daß sie jährliche Wanderungen unternehmen, wenn auch von geringerer Ausdehnung als der Vogelzug. Von manchen fliegenden Hunden, z. B. Pteropus medius Temm. und Cynonycteris amplexicaudata E. Geoff., weiß man, daß sie, trotz ihrer nicht besonders hervorragenden Flugfertigkeit, lange Reisen machen können; letztere fliegen in einer Nacht bis 90 km und ebensoviel zurück, um zu ihrer Früchtenahrung zu gelangen.

η) Der Vogelflug.

Wenn wir den Flug die vollkommenste aller Bewegungsarten genannt haben, so muß man dem Fluge der Vögel wiederum die Krone vor den anderen Arten des Fluges zuerkennen. An Schnelligkeit, an Ausdauer und an Eleganz übertrifft er den Flug der Insekten wie der Fledermäuse bei weitem, und die wunderbare Anpassungsfähigkeit der Flugapparate bei den Vögeln ermöglicht es, daß hier viel größere Lasten bewegt werden als bei den anderen Fliegern. Allerdings haben die mächtigen Flugeidechsen der Jura- und Kreidezeit noch weit größere Dimensionen erreicht als unsere größten Vögel: der Kondor spannt 2,75 m bei einem Körpergewicht von $8\frac{1}{2}$ kg; der bei Greenwood gefundene Pterodactylus dagegen hatte eine Spannweite von 9 m, und sein Gewicht wird auf 116 kg geschätzt — immerhin aber wissen wir nicht, wie weit seine Flugfähigkeit ging.

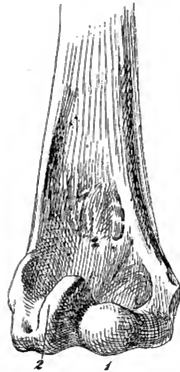


Abb. 151. Ende des Oberarms vom Pelikan. 1 Gelenkkopf für die Elle und 2 für die Speiche.

Man muß zwei durchaus verschiedene Arten des Vogelflugs unterscheiden: der eine geschieht mit Hilfe der Flügelschläge; der andre besteht in einem Dahingleiten ohne Flügelbewegung mit ausgebreiteten Flügeln. Jenen, den Ruderflug, können alle flugfähigen Vögel ausüben; die Flugarbeit wird hier durch die Muskulatur des Vogels geleistet, sie ist also von äußeren Momenten unabhängig. Dieser, der Segelflug, ist in seiner höchsten Vollendung, dem Kreisen, nur einer geringeren Anzahl größerer Vögel möglich und kann auch von diesen nicht zu jeder Zeit, sondern nur bei bewegter Luft ausgeführt werden: das Kreisen besteht in der Ausnützung der lebendigen Kraft des Windes zum Tragen und zur Fortbewegung des Vogels; die Flugmuskeln müssen nur die Flügel ausgespannt halten, im übrigen beschränken sich die aktiven Bewegungen auf Wendungen und Drehungen des Körpers, sie sind gleichsam nur ein Balancieren.

Wir betrachten zuerst den Ruderflug.

Zum Verständnis der Vorgänge beim Flug ist eine Kenntnis des Baues der Flugwerkzeuge unentbehrlich. Der Flügel ist ein im Schultergelenk drehbarer einarmiger Hebel, an dem die Muskelkraft nahe beim Drehpunkt angreift. Er ist, wie schon betont, durch Umbildung der vorderen Gliedmaßen entstanden. Sein Knochengerüst zeigt also die typischen Teile des Wirbeltierarms: den einfachen Oberarm, den aus der stärkeren Elle und der schwächeren Speiche zusammengesetzten Unterarm und die Hand mit Handwurzel, Mittelhand und Fingern. Die Knochen der Hand sind im Vergleich mit denen der nahe verwandten Reptilien sehr reduziert: die Handwurzel setzt sich aus nur 2 Knochen zusammen, damit gelenkt ein Knochenstück, das aus drei Mittelhandknochen besteht, wovon der erste ganz, die beiden anderen teilweise ihren Sonderbestand eingebüßt haben, und daran setzen sich drei Finger an, der Daumen nahe am Handgelenk, die beiden anderen, durch Bänder verbunden, am Ende des Mittelhandstückes. Sowohl das Ellenbogengelenk als auch die Gelenke der Hand sind Scharniergelenke und gestatten Bewegungen nur in einer Ebene, nämlich in der des ausgestreckten Flügels. Das Ellbogengelenk ist durch die Abschrägung des Gelenkkopfes für die Speiche am Oberarm (Abb. 151) so

eingerichtet, daß bei Beugung des Flügels die etwas kürzere Speiche bis an das Ende der Elle reicht (Abb. 152), bei der Streckung dagegen nicht so weit: sie wird zurückgezogen und übt dabei einen Zug auf den mit ihr verbundenen Handwurzelknochen und somit die ganze Hand aus. Dadurch hat die Streckung des Ellbogengelenkes gleichzeitig eine wenigstens teilweise Streckung der Hand zur Folge; die vollkommene Streckung der Hand wird dann durch besondere Muskeln bewirkt.

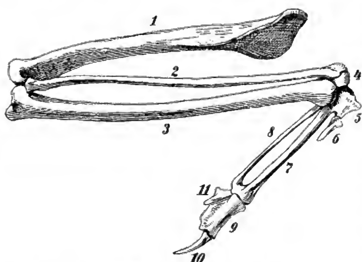


Abb. 152. Zusammengelegtes Armskelett des Bussards (Buteo buteo L.).
1 Oberarm, 2 Speiche, 3 Elle, 4 Handwurzel, 5, 7, 8 drei Mittelhandknochen, 6 Daumen, 9 und 10 zweiter Finger, 11 dritter Finger.

Das Schultergelenk dagegen übertrifft an Ausgiebigkeit der Bewegung alle übrigen Gelenke am Körper der Vögel, ja vielleicht aller Wirbeltiere überhaupt, und besitzt zugleich eine besondere Widerstandsfähigkeit. Die Gelenkgrube, die in der Hauptsache vom Rabenbein unter geringerer Beteiligung des Schulterblattes gebildet wird, ist nicht wie sonst von hyalinem Knorpel überzogen, sondern von Faserknorpel mit elastischen Einlagerungen; infolgedessen vereinigt sie eine gesteigerte Zähigkeit mit größter Elastizität. Die Gelenkhöhle ist sehr geräumig und erweitert sich an mehreren Stellen über den Rand der Gelenkflächen hinaus,

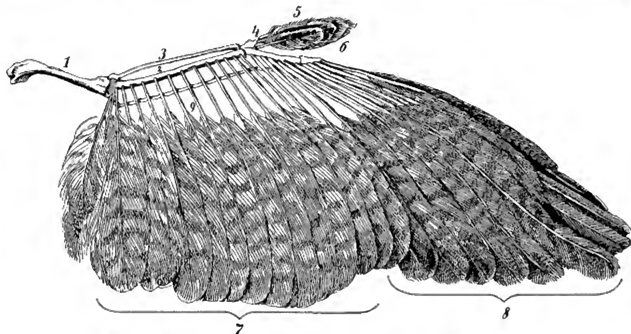


Abb. 153. Skelett des Bussardflügels mit ansetzenden Schwungfedern; die Weichteile und Deckfedern sind fortgenommen.
1 Oberarm, 2 Elle, 3 Speiche, 4 Daumen, 5 Daumenfittig, 6 zweiter Finger, 7 Armschwingen, 8 Handschwingen, 9 Band, das die Spulen der Schwungfedern verbindet.

und ein ungewöhnlich reich entwickelter Bandapparat dient zur Festigung des Gelenkes.

Die Fläche des Flügels wird nur zu ganz geringem Teil durch eine Hautfalte gebildet, die den Winkel des Ellbogengelenkes einnimmt und oft noch durch eine zweite, die vom Oberarm zur Körperflanke geht. In der Hauptsache besteht sie aus Federn, deren größte an der Hand und am Unterarm (Elle) ansetzen (Abb. 153): es sind die

Hand- und Armschwingen oder Schwungfedern erster und zweiter Ordnung; die am Oberarm ansetzenden großen Federn bilden den sogenannten Schulterfittich. Die Handschwingen liegen bei ausgestrecktem Flügel am weitesten nach außen; sie erreichen beim Flügelschlag die größte Geschwindigkeit und finden so auch den größten Widerstand. Demgemäß ist ihr Ansatz, die Hand, besonders stark ausgebildet und übertrifft bei guten Fliegern den Oberarm an Länge; die Schwingen selbst sind kräftiger gebaut als die Armschwingen, und diese wieder kräftiger als die des Schulterfittichs. Schließlich sind die Handschwingen auch am festesten eingepflanzt: sie sitzen mit ihren Enden in Gruben des Knochens, während die Armschwingen diesen nur an der Oberfläche berühren. In beiden Fällen sind sie durch elastisches Bindegewebe so befestigt, daß ihnen noch eine gewisse Beweglichkeit bleibt.

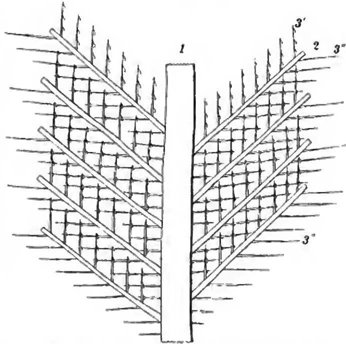


Abb. 154. Schema des Baues einer Konturfeder. 1 Schaft, 2 Ast, 3' spitzenwärts vom Ast abgehende Strahlen, die sich über die spulenwärts gerichteten Strahlen des Nachbarastes (3") herüberlegen und sich mit Häkchen an ihnen verankern. Nach Boas.

Die Schwungfedern stimmen in den Grundzügen ihres Baues überein mit den übrigen Federn des Körpers und bestehen wie sie aus einem stabförmigen Schaft und einer nach zwei entgegengesetzten Seiten davon entspringenden Federfahne, die den untersten Teil des Schaftes, die Spule, freiläßt. Die Fahne ist nicht solid, sondern besteht aus zweizeilig angeordneten, vom Schaft schräg nach vorn verlaufenden Ästen, die wiederum zweizeilig geordnete Strahlen tragen. (Abb. 154). Die Strahlen benachbarter Äste sind miteinander verbunden: die der Federspitze zugekehrten Strahlen tragen feine Häkchen, die über die hinteren Strahlen des vorderen Astes herübergreifen und sie festhalten. Wenn der Zusammenhang der Äste gelockert ist, so kann ihn der Vogel, dank der zahlreichen Häkchen, leicht durch Ordnen der Federn mit dem Schnabel wieder herstellen, wie wir das durch Durchziehen der Federfahne zwischen den Fingerspitzen tun können. Die Federfahne bildet somit zugleich eine sehr elastische, dichte und gegen mechanische Eingriffe unempfindliche Fläche. An den Schwungfedern nun sind diese Teile so gebaut, daß sie einem starken Druck von der Unterseite her Widerstand zu leisten vermögen. Der Schaft ist stark und etwas nach oben ausgebogen, so daß er seine Konkavität nach unten kehrt; an der Spule ist der Querschnitt eine Ellipse, deren längere Achse senkrecht zur Flügelfläche steht (Abb. 155); wo der Schaft die Fahne trägt, besteht seine Ober- und Unterseite aus dicken Horntafeln, und die hochkantigen Seitenplatten wirken einem Druck von unten entgegen. Die Äste der Federfahne sind schmal, aber hoch, und die ganze Fahne ist unterseits gewölbt. Welche Festigkeit dadurch erreicht wird, zeigt

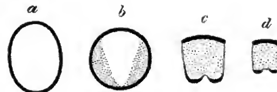


Abb 155. Querschnitte durch den Schaft einer Schwungfeder. a und b durch die Spule, c und d durch den die Fahne tragenden Teil. Nach Ahlborn.

am besten der Vergleich mit irgendeiner Deckfeder des Körpers. Bei verschiedenen Vögeln ist die Festigkeit der Schwingen ungleich: bei denen, die nur Ruderflug ausüben, wie den Falken, werden sie mehr in Anspruch genommen und sind daher fester als bei den Seglern, wie dem Bussard, deren Flugart geringere Anforderungen an die Widerstandsfähigkeit der Flügel stellt.

Die Lücken, die zwischen den Spulen der Schwingen bleiben (vgl. Abb. 153), werden von oben und unten her durch dichtgestellte, sich dachziegelig überlagernde Deckfedern überspannt und die Flugfläche so in einer Weise gedichtet, daß man sie fast als undurchlässig für Luft bezeichnen kann.

An den Schwungfedern ist die Fahne auf der einen Seite, die der vorderen Flügelkante zuliegt, bedeutend schmäler als auf der gegen den Körper gerichteten, und jede Schwinge übergreift mit diesem Rande die folgende von der Rückenseite her (Abb. 156). Beim zusammengelegten Flügel sind die Schwingen übereinander geschoben und decken sich zum größten Teil; beim ausgestreckten Flügel dagegen breiten sie sich aus wie die Stäbe eines entfalteten Fächers, indem sich ihre Ränder nur wenig decken. Diese Ausbreitung geschieht in Verbindung mit der Streckung des Flügels durch die Zugwirkung eines elastischen Bandes, das parallel mit dem Skelett von Spule zu Spule läuft (vgl. Abb. 153, *9*): dieses lockert sich bei Faltung, spannt sich dagegen an bei Streckung des Flügels und stellt so die Schwungfedern selbständig, ohne besondere Muskelwirkung, in bestimmter gegenseitiger Lage fest.



Abb. 156. Schema der Anordnung der Schwungfedern, im Querschnitt, und Einwirkung des Luftwiderstandes, dessen Richtung die Pfeile angeben, bei Senkung (*A*) und Hebung (*B*) des Flügels.

Die Bedeutung dieser Einrichtungen ist leicht einzusehen. Die Feder ist so befestigt, daß sie sich um ihre Achse, den Schaft, etwas drehen kann. Da nun ihre beiden Fahnen ungleich sind, wirkt der Luftwiderstand stärker gegen die breitere und dreht diese nach oben, wenn die Feder nach unten bewegt, drückt sie aber nach unten, wenn die Feder gehoben wird (Abb. 156). Bei der Senkung des Flügels werden also überall die breiten Teile der Federfahne nach oben, die schmalen nach unten gegen ihre Nachbarn gedreht, so daß die Flügelfläche nur dichter und fester geschlossen wird. Umgekehrt ist die Wirkung beim Heben des Flügels: jalousienartig öffnet sich dann die Fläche, durch den Luftdruck auseinandergepreßt; dies geschieht um so leichter, als beim Hub der Flügel etwas angezogen und gebeugt, das die Schwingen feststellende Band also gelockert und die Beweglichkeit der Federn dadurch freigegeben wird.

So wird durch den Bau des Vogelflügels in vollstem Maße den allgemeinen Forderungen genügt, die oben an das Verhalten der Flugflächen gestellt wurden: der Flügel bietet für den wirksamen Niederschlag eine möglichst große, luftdichte Fläche und findet daher großen Widerstand; bei der Hebung wird dagegen seine Fläche durch Beugung ihrer knöchernen Achse verkleinert und durch Drehung der Schwingen luftdurchlässig gemacht, und so wird der Luftwiderstand möglichst verringert. Das spricht sich auch in dem zeitlichen Verhältnis von Hebung und Senkung aus: die Hebung dauert infolge verminderten Widerstandes kürzere Zeit als diese, und zwar ist das Verhältnis der Dauer bei Taube und Bussard z. B. wie 2 : 3.

Der Flügel bewegt sich in der Weise, daß an dem ruhend gedachten Vogel die Spitze des Oberarmes etwa eine Ellipse beschreibt, deren große Achse, leicht nach vorne

und unten geneigt, nahezu wagrecht steht (Abb. 157). Beim Niederschlag bildet der vorspringende Vorderrand des Flügels eine Schranke, die ein Abfließen der verdrängten Luft nach vorn verhindert; das freie Ende der Schwingen aber wird durch den Luftwiderstand etwas aufgebogen (Abb. 157 rechts); sie stellen sich aber beim Beginn der Hebung wieder schräg nach unten gegen die Horizontalebene. Bei der Senkung des Flügels wirkt also der Luftwiderstand senkrecht gegen eine schräge Fläche und kann in eine von unten nach oben und in eine von hinten nach vorn wirkende Komponente zerlegt werden: er hebt den Vogelkörper und treibt ihn zugleich vorwärts. Der Hub des Flügels (Abb. 157 links) dagegen bietet dem durch die Bewegung entstehenden Gegenwind die untere Flügelfläche dar: dabei wird der Körper so weit gehoben, daß der Schwere entgegengewirkt wird, er wird in der Schwebe gehalten in der Art, wie ein Papierdrache durch den entgegenstehenden Luftstrom getragen wird; zugleich aber werden die Flügel automatisch in die Höhe gedrückt. Aber dies geschieht auf Kosten der Vorwärtsbewegung; denn die schräg von vorne und unten gegen die Flügel wirkende Kraft des Gegenwindes enthält eine horizontale, nach hinten wirkende Komponente, wodurch die Fluggeschwindigkeit vermindert wird.

Die Muskeln, von denen die Bewegung des Flügels bewirkt wird, sind ungemein stark: die gesamte Flugmuskulatur wiegt bei der Taube und dem Rebhuhn etwa 1/3 der Körpergewichts, beim Regenpfeifer, dem Star und dem Storch mehr als 1/4, beim Bussard 1/5 und bei der Lerche 1/6. Die Senker der Flügel sind die großen Brustmuskeln, die vom Brustbein, Rabenbein und Schlüsselbein entspringen und an den Oberarm ansetzen; sie machen im allgemeinen etwa die Hälfte der gesamten Körpermuskulatur aus. Ihre jedesmalige Größe erlaubt aber nicht einfach einen Schluß auf die Flugfähigkeit des Vogels: kleinere, schnell fliegende Vögel besitzen verhältnismäßig viel größere Brustmuskeln als größere, ruhig schwebende Formen; bei der Taube z. B., die fast stets nur mit Hilfe des Flügelschlages fliegt, wiegen die Brustmuskeln fast 1/4, bei der Möwe dagegen, die viel mit ausgestreckten Flügeln segelt, nur 1/10 des Körpergewichts. Die Flugfähigkeit hängt eben, außer von der Muskelkraft, auch noch von anderen Momenten ab, so vor allem von dem günstigen Bau der Flügel und der Fähigkeit zum Segelflug: so kommt es, daß das Rebhuhn mit seinen kurzen breiten Flügeln für seinen ungeschickten Flug weit mehr Muskelarbeit verbraucht als die schlankflügelige Möwe für ihr elegantes, von Segeln unterbrochenes Dahinfliegen.

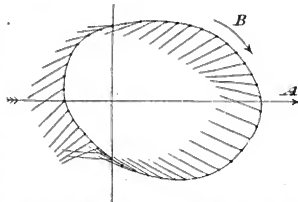


Abb. 157. Weg und Haltung des Flügels beim ruhend gedachten Vogel.
Pfeil *A* zeigt die Flugrichtung. Pfeil *B* die Richtung der Flügelbewegung. Nach Marey.

Für den Ansatz der großen Brustmuskeln reicht bei den Fliegern die Fläche des Brustbeins nicht aus; es entwickelt sich daher auf dem Brustbein ein Längskiel, dessen Höhe von der Größe der Brustmuskeln abhängig ist und damit in einer gewissen Beziehung zur Flugfertigkeit steht; so ist er z. B. bei der flugentwöhnten Hausente niedriger als bei ihrer Stammutter, der Stockente. Aber ebensowenig wie aus der Größe der Flugmuskeln kann man aus der Höhe des Brustbeinkiels einen direkten Schluß auf die Flugfähigkeit des Vogels ziehen. Bei den großen Laufvögeln (Ratiten) fehlt der Brustbeinkamm, und ebenso haben ihn solche Flugvögel ganz oder teilweise eingebüßt, die ihre Flugfähigkeit verloren haben, wie die erst in historischer Zeit ausgestorbene Riesentaube

der Insel Mauritius, der Dronte (Didus ineptus L.), oder die australische Ralle Ocydromus, oder die im Pleistozän Neuseelands gefundene Cnemiornis, die den Gänseartigen verwandt ist.

Die Heber der Flügel sind weit schwächer als die Senker: letztere sind beim Rebhuhn 3 mal, bei der Taube 5,45, beim Star etwa 9, bei der Krähe 14, beim Bussard 18 und beim Falken über 50 mal so schwer als die Heber. Die Hebung des Flügels stellt eben geringere Anforderungen an die Muskeln, da sie durch den Gegenwind unterstützt wird; ja wenn der Flug seine volle Geschwindigkeit erlangt hat, brauchen die Muskeln dem Flügel nur die entsprechende Richtung zu geben; der Flügel wird dann passiv durch den gegen seine Unterfläche stehenden Gegenwind gehoben; die Bewegung ist dann so schnell, daß der Flügel an seiner Oberfläche bei der Hebung gar keinen Luftwiderstand mehr findet.

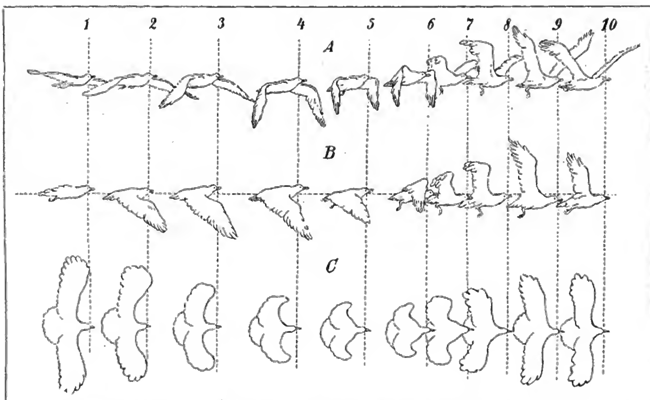


Abb. 158. Momentaufnahmen einer fliegenden Möwe in gleichen Intervallen (*1—10*), schräg von vorn (*A*), von der Seite (*B*) und von oben (*C*).
Die Geschwindigkeit (= der Entfernung der Linien *1—10*) steigt mit dem Niederschlag des Flügels und nimmt mit dem Hub ab; zugleich hebt sich in *B* der Vogel über die horizontale Linie oder sinkt unter sie. Nach Marey.

Die gewaltige Muskelmasse, die im Dienst der Flugbewegung steht, legt den Schluß nahe, daß kaum ein anderes Tier so viel Arbeit bei der Lokomotion leistet wie der Vogel; denn die Arbeitsleistung eines Muskels ist seinem Gewicht proportional. Damit stimmt die Berechnung, daß der 4 kg schwere Storch beim Flug in einer Sekunde eine Arbeit von etwa 6 kgm leistet, etwa ebensoviel wie der 16 mal schwerere Mensch beim gewöhnlichen Gang; beim schnellsten Lauf leistet der Mensch in der Sekunde etwa 56 kgm, das ist im Verhältnis zu seinem Körpergewicht noch nicht $^{2}/_{3}$ so viel wie der Storch beim Flug, und diese Arbeitsleistung vermag der Mensch nur sehr beschränkte Zeit, der Storch viele Stunden lang durchzuführen.

Die Wirkung des Niederschlages der Flügel bedeutet Hebung des Vogelkörpers und Beschleunigung desselben nach vorn, der Flügelhub dagegen geht auf Kosten der Geschwindigkeit; daher ist die Geschwindigkeit des fliegenden Vogels keine gleichmäßige:

während des Hubes nimmt sie ab, während des Niederschlages wächst sie. Eine Reihe von Momentaufnahmen, die in außerordentlich kurzen, aber gleichen Zwischenräumen genommen sind, zeigt dies in der ungleichen Entfernung der Einzelbilder; in der Abb. 158 hat dies seinen Ausdruck gefunden. Ebenso ist auch die Bahn eines geradeaus fliegenden Vogels, etwa einer Möwe, nicht genau horizontal, sondern wellig: der Vogel hebt sich ein wenig durch den Niederschlag der Flügel, um sich beim Hub wieder etwas zu senken, was ebenfalls in der Abb. 158 deutlich wird.

Das Fliegen beruht, wie oben ausgeführt, auf Erzeugen von Luftwiderstand. Der Widerstand, den ein Körper in der Luft findet, kommt dadurch zustande, daß er einer Anzahl Luftteilchen eine bestimmte Beschleunigung erteilt. Der Widerstand ist um so größer, je mehr Luftteilchen der Gegenstand trifft und je größer die Beschleunigung ist, die er ihnen erteilt. Die Beschleunigung ist gleich der Geschwindigkeit, womit der Gegenstand die Luft durchschneidet. Die Zahl der Luftteilchen, die er in Bewegung setzt, richtet sich einmal nach der Größe seiner Fläche; sie kann aber noch gesteigert werden, wenn immer neue Luftteilchen mit dem Gegenstand in Berührung kommen, wenn er z. B. auf Luft einwirkt, die senkrecht zu seiner Bewegungsrichtung unter ihm wegströmt, oder wenn er selbst während der Schlagbewegung in solchem Sinne seinen Platz ändert.

Diese Überlegung bringt gar manche Erscheinung des Vogelfluges unserem Verständnis näher. Marey machte folgenden Versuch: er ließ eine Möwe, der eine lange, aufgerollte Schnur an den Beinen befestigt war, fliegen; sie fliegt zunächst, als ob sie frei wäre. Sobald aber die Schnur abgerollt und der Vogel durch sie an weiterer Vorwärtsbewegung gehindert war, konnte er sich nicht mehr in der Luft schwebend halten, trotz beschleunigter Flügelschläge, sondern sank zu Boden. — Der Flügel des Vogels findet im allgemeinen in ruhiger Luft nicht genügend Widerstand; nur wenn der Vogel eine Geschwindigkeit hat, die immer neue „unverbrauchte" Luftsäulen unter seine Flügel bringt, kann er der Einwirkung der Schwere erfolgreich entgegenarbeiten, oder wenn er eine Luftströmung gegen sich hat, was ja in der Wirkung auf das gleiche hinauskommt. Die Bewegung des Vogels und der ihn umgebenden Luftteilchen gegeneinander bezeichnet man als Flugwind; dieser kann relativ sein, d. h. durch die Bewegung des Vogels in ruhender Luft bewirkt werden oder absolut durch die Bewegung der Luft gegen den Vogel verursacht werden oder durch beides zugleich.

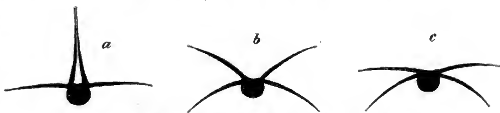


Abb. 159. Ausschlagwinkel beim Flügelschlag einer Taube. *a* beim Abflug, *b* in vollem Flug, *c* am Ende des Flugs. Nach Marey.

Die Zahl der Flügelschläge, die ein Vogel machen muß, wechselt demgemäß im Laufe des Fluges: sie ist im Anfang, ehe eine entsprechende Geschwindigkeit erreicht ist, solange also der Flugwind noch gering ist, größer, und der Ausschlag der Flügel ist bedeutender (Abb. 159), später nimmt sie ab, denn mit zunehmender Fluggeschwindigkeit steigert sich von selbst die Größe des Widerstandes, den der Flügel findet. Die Abnahme der Zahl der Flügelschläge ist von einer gewissen Grenze an erzwungen durch den vermehrten Luftwiderstand. An einem kleinen Flugmodell, das in gewisser Geschwindigkeit Flügelschläge machte, konnte nämlich Marey nachweisen, daß die Zahl der Schläge in der Zeiteinheit abnahm, wenn er das Modell mit einiger Geschwindigkeit von der Stelle

bewegte, und zwar war die Abnahme um so größer, je schneller das Modell bewegt wurde. Möwen machen beim Beginn des Fluges 5, später nur 3 Flügelschläge in der Sekunde, und die Weite des Flügelschlages ist anfangs die dreifache. Unter der Voraussetzung, daß jeder Flügelschlag von gleicher Weite die gleiche Arbeit erfordert, daß aber die Arbeit entsprechend der verringerten Weite abnimmt, ist hier die Flugarbeit A_1 im vollen Fluge nur ein Teil derjenigen beim Abflug A, und zwar ist $A_1 = A \cdot \frac{3}{5} \cdot \frac{1}{3} = \frac{A}{5}$. Die Flugarbeit wäre demnach beim Abflug fünfmal so groß als die im vollen Flug geleistete. Ganz stimmt diese Rechnung nicht, denn bei den gemachten Voraussetzungen ist die Verschiedenheit des Luftwiderstandes nicht in Anschlag gebracht.

Im übrigen wird die Zahl der Flügelschläge bei ruhigem Fluge für jeden Vogel innerhalb enger Grenzen schwanken, und zwar müssen kleine Flügel, wie oben entwickelt, zahlreichere Schläge machen als große. Die Flugbewegung der kleinen und kurzflügeligen Kolibris ist ein Schwirren, so ähnlich dem mancher Schwärmer unter den Schmetterlingen, daß Bates der Beobachtung mehrerer Tage bedurfte, ehe er Kolibri und Kolibrischwärmer (Sesia titan Cram.) im Fluge zu unterscheiden vermochte; „wenn der Vogel sich vor irgendeinem Gegenstande ins Gleichgewicht setzt, so geschieht die Bewegung der Flügel so rasch, daß es dem Auge unmöglich ist, jedem Flügelschlage zu folgen, und ein nebliger Halbkreis von Undeutlichkeit auf jeder Seite des Körpers ist alles, was sich wahrnehmen läßt," sagt Gould (vgl. Abb. 160). Auch unser Eisvogel (Alcedo ispida L.) mit seinen kurzen, breiten Flügeln macht so zahlreiche Flügelschläge, daß man die einzelnen Bewegungen nicht mehr zu erkennen vermag; der Sperling macht etwa 13 Schläge in der Sekunde, die Ente 9, die Taube 8, der Schleierkauz 5, die Rabenkrähe 3—4, der Singschwan $3\frac{1}{2}$, der Storch $1\frac{3}{4}$ und der Pelikan $1\frac{1}{6}$.

Den zum Fliegen nötigen Flugwind zu bekommen, das ist die Aufgabe, deren verschiedene Lösung dem Abflug sein charakteristisches Aussehen gibt. Die Vögel suchen eine gewisse Anfangsgeschwindigkeit zu erlangen, und diese bekommen sie auf verschiedene Weise. Manche springen mit Hilfe ihrer Beinmuskeln vom Boden ab. Das Einknicken zum Sprung vor dem Abflug kann man z. B. bei Haubenlerchen oder bei Krähen (vgl. auf Tafel 6 den Vogel links) sehr deutlich sehen; Krähen, die durch einen Schuß geflügelt waren, hat man fast meterhohe Sprünge machen sehen, in dem Bestreben, aufzufliegen. Andere Vögel nehmen auf dem Boden einen Anlauf, so z. B. Stelzfüßer wie Kranich, Storch oder Flamingo und manche Raubvögel. Bei einem auffliegenden Adler konnte man die Kralleneindrücke auf eine Strecke von 18 m am Boden verfolgen; die Andenbewohner fangen den Kondor, indem sie ihm eine Lockspeise in eine enge Grube legen, von wo aus der Vogel nicht auffliegen kann, weil ihm die Möglichkeit zum Anlauf fehlt. Vögel, deren Füße zum Absprung wie zum Anlauf zu schwach sind, können nur schwer vom Boden auffliegen: es ist bekannt, daß sich unsere Mauersegler (Cypselus), wenn sie durch einen Unfall auf den flachen Boden gekommen sind, häufig nicht mehr erheben können, obgleich sie ruhig weiterfliegen, wenn man sie aufnimmt und in die Luft wirft. Solche Vögel, die gewöhnlich auf Bäumen oder Felsen ruhen, nehmen ihren Abflug, indem sie sich einfach fallen lassen und damit durch die Wirkung der Schwere die zum wirksamen Gebrauch ihrer Flügel nötige Beschleunigung bekommen.

Eine andre Art, Flugwind zu bekommen, ist die Benutzung des absoluten Windes als Gegenwind, d. h. das Auffliegen gegen den Wind. Krähen, die vor dem mit dem Winde kommenden Menschen entfliehen wollen, fliegen zuerst ein Stück weit gegen ihn



Krähen an einem verendeten jungen Hasen.

MroU



Abb. 160 Kolibri (Cyanolesbia caudata Borlp.) Rechts schwirrt das Männchen vor einer Blume, links sitzt das Weibchen.

und wenden dann erst um. Bei völlig windstillem Wetter sind die Rebhühner wenig zum Auffliegen geneigt, weil bei dem Mangel von Gegenwind der Abflug sie viel mehr anstrengt, und „halten" viel besser, d. h. lassen den Jäger herankommen.

Andrerseits gibt es aber auch Vögel, die direkt auffliegen können. Die steifflügeligen Enten erheben sich von windstillen, waldumstandenen Weihern in die Luft. Auch die Lerchen steigen ja ziemlich senkrecht in die Luft empor: aber sie können dies nur unter Benutzung des Windes und halten sich dabei mit dem Schnabel der Windrichtung entgegen; sie fliegen gleichsam schräg nach aufwärts mit einer horizontalen Teilgeschwindigkeit, die der des Gegenwindes gleichkommt und von diesem gerade aufgehoben wird; nahe dem Boden dagegen, wo der Wind schwach ist, fliegen sie schräg in die Höhe. Dagegen kann sich ein Sperling aus einem Luftschacht von 2 m im Quadrat Grundfläche nicht erheben; bei der Unmöglichkeit, eine entsprechende horizontale Beschleunigung zu erlangen, kann er unter äußerster Anstrengung nur wenige Meter hoch fliegen und fällt dann ermattet zu Boden.

Ebenso erklärt es sich, daß manche Raubvögel, wie Bussard und Turmfalke, auch der große Würger (Lanius excubitor L.) auf der Suche nach Beute oft eine Zeitlang an einer Stelle schweben, „rütteln“. Das „Rütteln“ ist nur bei bewegter Luft möglich, nicht bei Windstille; der Vogel stellt sich dabei stets mit dem Schnabel gegen den Wind, so daß er den nötigen Flugwind bekommt; immerhin ist dieser Flugwind gegen den beim freien Flug gering, und deshalb müssen die Vögel beim Rütteln die Zahl der Flügelschläge vermehren. Die Kolibris können auch ohne Gegenwind sich vor Blumen schwirrend in der Luft halten, etwa in gleicher Weise wie der Windig, das Taubenschwänzchen und andre Schwärmer; bei der geringen Körpergröße und der sehr großen Zahl von Flügelschlägen sind die Bedingungen etwas andere.

Vielleicht geben uns diese Betrachtungen über die Wichtigkeit des Gegenwindes auch den Schlüssel für die Erscheinungen des Fliegens in Gesellschaften und Schwärmen. Es ist bekannt, daß manche Vögel in bestimmten linearen Anordnungen fliegen: die Enten meist in einer Linie hintereinander, die Kraniche, Gänse und Schwäne in spitzem Winkel; auch berichten die Vogelkundigen, daß der vorn fliegende Vogel, der Führer, wenn er ermüdet ist, von einem anderen abgelöst wird — doch wissen wir nicht, weshalb das Voranfliegen mehr ermüden sollte als das Folgen. Mouillard sagt, daß ein Schwarm Staare schneller fliegt als ein einzelner. Bemerkenswert ist auch, daß Schwärme von Tauben, Rebhühnern, Kiebitzen in gleichem Tempo mit den Flügeln schlagen: ein Flug Kiebitze, deren Flügel von unten hell, von oben dunkel aussehen, erscheint daher abwechselnd schwarz und weiß, je nachdem die Flügel von oben oder von unten sichtbar sind. Die Erklärung dieser Erscheinungen ist vielleicht folgende: man weiß aus Versuchen und Beobachtungen, daß durch den Flügelschlag die Luft nicht nach unten, sondern horizontal nach hinten ausweicht; wenn z. B. ein Pelikan dicht über dem Wasser hinfliegt, bewirken seine Flügelschläge keine Kräuselung der Fläche. Von einem fliegenden Vogel geht also bei jeder Flügelsenkung ein Luftstrom nach hinten, der beim Flügelhub unterbrochen wird. Dieser Luftstrom verstärkt für den dahinter fliegenden Vogel, wenn er rechtzeitig schlägt, den Flugwind, und zwar nur für den Zeitpunkt, wo er fördernd wirkt, für die Flügelsenkung; der Flügelhub, wenn er zur rechten Zeit ausgeführt wird, fällt in die Pause zwischen zwei Luftstößen, und somit wird die Verzögerung, die starker Flugwind beim Hub sowohl auf die Vorwärtsbeschleunigung als auf die Zahl der Flügelschläge ausübt, geringer. Solche unterbrochene Luftstöße dürften also die Flügelsenkung wirksamer, den Flügelhub weniger nachteilig machen: sie erleichtern dem folgenden Vogel das Fliegen. Aber nach dieser Auffassung müßte ja jeder folgende Vogel etwas später mit den Flügeln schlagen, nicht alle gleichzeitig! Das ist sicher richtig! Aber die Beschleunigung, die die Luft durch den Flügelschlag bekommt, ist sehr groß; eine Taube wird durch den Luftwiderstand, den ihr Flügelschlag erzeugt, fast 20 m in der Sekunde vorwärts getrieben; ebensogroß muß die Geschwindigkeit sein, die sie den Luftteilchen erteilt; so wird also der 20 cm hinter ihr fliegende Genosse schon nach $^1/_{100}$ Sekunde den Luftstrom bekommen, und somit, wenn er ihn richtig ausnutzt, für unser Auge gleichzeitig schlagen; bei besseren Fliegern wird das in noch höherem Maße zutreffen. Nur dem vorderen oder den vordersten Vögeln wird keine Erleichterung geboten; daher ermatten sie schneller und werden von anderen abgelöst.

Ein Säugetier verfügt über sehr verschiedene Abstufungen in der Geschwindigkeit seines Ganges, vom langsamsten Schritt bis zum eiligsten Rennen. Der Vogel aber kann gar nicht beliebig langsam fliegen; er muß eine gewisse Geschwindigkeit haben,

damit er den unentbehrlichen Flugwind von einer bestimmten Stärke bekommt. Über diese Minimalgeschwindigkeit kann er den Flug durch schnellere und weiter ausholende Flügelschläge, wenn es seine Muskelkraft erlaubt, beschleunigen; aber er kann nicht unter sie herabgehen. Nur wenn der Vogel gegen den Wind fliegt, kann es auf uns den Eindruck machen, daß er langsam fliege; er wird dann eben immer mit der jeweiligen Geschwindigkeit des Windes zurückgerissen.

Richtungsänderungen beim Flug können auf sehr verschiedene Weise zustande kommen. Es ist richtig, wenn der Schwanz als Steuerruder des fliegenden Vogels bezeichnet wird, aber er ist es nicht allein. Jede Bewegung, die zu einer Verlegung des Schwerpunktes führt, bewirkt auch eine Änderung der Richtung: eine Wendung des Halses so gut wie eine Drehung des Schwanzes oder eine Verschiebung langer Stelzbeine bei den Stelzvögeln. Langer Schwanz und lange Beine kommen nicht miteinander vor; sie haben beide die gleiche Aufgabe, für die das eine oder das andere ausreicht. Aber auch durch verschiedenes Schlagen der beiden Flügel ist eine Änderung der Flugrichtung möglich, so daß dem Vogel sehr verschiedene Mittel zu Gebote stehen. Nicht richtig ist es aber, wenn man den Daumen mit den daran ansetzenden Federn als „Lenkfittich" bezeichnet hat. Dieser Daumenfittich kann über den Vorderrand des Flügels herabgedrückt werden und vermehrt die Wölbung desselben, indem er den Vorderrand tiefer legt: das macht den Flügelschlag wirksamer. Deshalb wird der Daumenfittich zu Anfang des Fluges stärker in Anspruch genommen als im vollen Dahinfliegen, wo schon schwächere Flügelschläge genügen, den Vogel zu tragen und seine Geschwindigkeit zu erhalten.

All diese Einrichtungen wirken zusammen, um die staunenswerten Leistungen zu ermöglichen, die wir an dem Fluge der Vögel bewundern, die große Geschwindigkeit und die ungeheuren Strecken, die in ununterbrochener Reise zurückgelegt werden.

Die Geschwindigkeit eines fliegenden Vogels zu bestimmen, ist durchaus nicht leicht. Am besten ist sie bekannt für die Brieftauben. Von den Taubenzüchter-Vereinen werden alljährlich Wettfliegen veranstaltet, deren genau kontrollierte Ergebnisse ein einwandfreies Material zur Bestimmung der Fluggeschwindigkeit der Brieftauben liefern. Doch muß man die Zahlen mit Kritik betrachten; sie weichen nämlich so sehr voneinander ab, daß man zunächst Mißtrauen gegen ihre Richtigkeit fassen könnte: verschiedene Wettflüge zwischen Hildesheim und Hannover z. B. ergaben als höchste Geschwindigkeit bis zu 2000 m, als geringste 333 m in der Minute. Diese Verschiedenheiten sind auf den Einfluß des Windes zurückzuführen, und die Vergleichung der Flugergebnisse mit den Angaben der Wetterwarte für die betreffenden Tage zeigen, daß die hohen Zahlen beim Flug mit dem Winde, die niederen beim Fluge gegen den Wind herauskamen. Die Geschwindigkeit des Windes addiert sich beim Flug mit dem Winde zur Geschwindigkeit des Vogels, beim Fluge gegen den Wind kommt sie davon in Abzug. Ein Luftballon, der sich ohne Eigenbewegung in bewegter Luft befindet, wird von ihr mitgetragen, und die Insassen merken selbst bei heftigem Wind keinen Zug: so auch der Vogelkörper, der sich außerdem noch durch Rudertätigkeit der Flügel fördert. Die hier und da wiederholte Angabe, der Vogel müsse stets gegen den Wind fliegen, da ihm der vom Rücken her wehende Wind die Federn aufblasen müßte, nimmt sich etwa aus wie die Behauptung, bei einem Boote, das mit der Strömung fährt, müsse der Strom die Ruder nach vorne drücken! Die Eigengeschwindigkeit der Brieftauben berechnet sich danach bei Flügen auf große Entfernungen (100—600 km) zu 1100—1150 m in der Minute oder zu etwa 18—19 m in der Sekunde.

Das ist nun durchaus keine hohe Geschwindigkeit für einen Vogel, obgleich sie höher ist als die Geschwindigkeit unsrer Expreßzüge. Eine Schwalbe, die ein Antwerpener Taubenzüchter bei einem Brieftaubenflug von Compiègne nach Antwerpen mitfliegen ließ, legte diese Strecke von 235 km in 1 Stunde 8 Minuten zurück und erreichte ihr Nest 3 Stunden vor dem Eintreffen der Tauben; sie machte 58 m in der Sekunde, und da die schnellste der mitfliegenden Tauben nur 16 m in der Sekunde zurücklegte, muß man mit einem Gegenwind von 2—3 m rechnen und die Geschwindigkeit der Schwalbe auf etwa 60—61 m in der Sekunde ansetzen. Mit solcher Geschwindigkeit würde die Schwalbe bei ihrem Zug auch ohne Mithilfe des Windes in 10 Stunden von Mitteldeutschland nach Nordafrika gelangen. — Eine etwas größere Geschwindigkeit als die Schwalben haben die bestfliegenden Falken, wie der Baumfalke (Falco subbuteo L.), dem die Schwalben bisweilen zum Opfer fallen. Die Geschwindigkeit des Mauerseglers (Cypselus) schätzt man im Vergleich zu derjenigen der Schwalbe wohl richtig auf 80 m in der Sekunde. Die sonstigen, nicht gerade spärlichen Angaben über Geschwindigkeit von Vögeln sind meist nicht zu brauchen, weil dabei auf den Wind keine Rücksicht genommen ist: so schwanken die Geschwindigkeitsangaben für Krähen zwischen 8,3—11 und 55 m in der Sekunde, für Wildenten zwischen 16 und 27 m. Zuverlässig dürfte jedoch die Beobachtung sein, daß der Eisvogel (Alcedo ispida L.) 16 m in der Sekunde macht; dies ist ermittelt durch Vergleich mit der Geschwindigkeit einer Lokomotive, deren Weg parallel dem Flug des Vogels ging, und bei dem Flug des Eisvogels ganz nahe über der Wasserfläche dürfte Windwirkung kaum in Betracht kommen.

Es ist wohl kein Zweifel, daß viele unserer Zugvögel den Wind beim Zuge benutzen, d. h. daß sie mit dem Winde fliegen. So treffen eine Anzahl unserer kleinen Sänger im Frühjahr mit föhniger Wetterlage, also starkem Südwind bei uns ein. Ein Vogel von etwa 24 m Geschwindigkeit kommt mit einem Winde von 8 m in der Sekunde noch einmal so schnell voran als gegen denselben. Ja Vögel können ihre Reise sogar noch beschleunigen, indem sie in höhere Regionen aufsteigen; denn nach den Erfahrungen der Luftschiffer nimmt die Stärke des Windes im allgemeinen mit der Höhe zu: wenn nahe dem Erdboden die Windgeschwindigkeit 5 m in der Sekunde beträgt, ist sie in 1000 m Höhe 9, in 2000 m 10, in 3000 m 12, in 4000 m 14 m. Da ferner die Windrichtung in verschiedener Höhe verschieden sein kann, können sie sogar günstige Flugbedingungen in der Höhe finden, wenn diese weiter unten ungünstig sind. So gibt es eine Anzahl von Gründen, die es einleuchtend machen, daß häufig der Vogelzug in bedeutenden Höhen stattfindet. Allerdings dürfte die Annahme Gätkes, daß die Zugvögel in Höhen von 8—15000 m fliegen, doch sehr weit über das Ziel hinausschießen; in einer Höhe von 8000 m herrscht eine Durchschnittstemperatur von —46° C, bei 10000 m eine solche von —53° C, und der Luftdruck beträgt dort nur 268 bzw. 198 mm Quecksilber. Diese Temperatur würde kleine Vögel erstarren machen, und es ist sehr unwahrscheinlich, daß Vögel niederer Regionen sich an solchen niedrigen Luftdruck anpassen können. Wenn Al. v. Humboldt am Cotopaxi in einer Höhe von 4350 m einen Kondor so hoch über sich sah, daß er seine Flughöhe auf 7300 m schätzte, so muß man bedenken, daß es sich hier um einen Gebirgsvogel handelt, der an dünnere Luft gewöhnt ist, ebenso wie bergbewohnende Menschen und Säugetiere von der Bergkrankheit, die infolge der Luftverdünnung eintritt, viel länger verschont bleiben, als Bewohner der Ebene. Dasselbe gilt von den Adlern, Geiern und Krähen, die die Brüder Schlagintweit in 7000 m Höhe am Himalaya beobachteten. Bei wissenschaftlichen Ballonfahrten hat man neuerdings der

Flughöhe der Vögel einige Aufmerksamkeit geschenkt: es wurde eine Lerche bei 1900 m, ein Adler bei 3000 m Höhe beobachtet, darüber hinaus aber kein Vogel gesehen. Immerhin ist es sicher, daß die Vögel den Ballon weit eher sehen als sie von den Insassen desselben erblickt werden, und wahrscheinlich weichen sie der ungewöhnlichen Erscheinung in den meisten Fällen aus. Mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit wird man nach alledem annehmen dürfen, daß die Vögel oft 1000—2000 m hoch, unter Umständen auch noch höher ziehen.

Die in einem Flug zurückgelegten Strecken haben schon früh Erstaunen erregt. Bei einer Jagd in Fontainebleau entflog dem König Heinrich II. von Frankreich ein Falke, der am übernächsten Tage auf der Insel Malta, also in einer Entfernung von etwa 1400 km gefangen wurde. Eine berühmte Brieftaube, der „Gladiateur", legte den Weg von Toulouse nach Versailles, 530 km, in weniger als einem Tage zurück. Aber das will nichts bedeuten gegenüber den Leistungen mancher Zugvögel. Hier sei als sicherstes Beispiel ein amerikanischer Regenpfeifer, Charadrius virginicus Naum., angeführt; er brütet in Labrador und überwintert im nördlichen Brasilien; sein Zug führt über das Meer hin, so daß er keine Ausruhepunkte hat: 250 km östlich von den Bermudas wurden unendliche Scharen dieses Vogels südlich ziehend beobachtet. Sie legen also wahrscheinlich ihre Reise von über 5500 km in einem Fluge zurück.

Das Flugbild, das die Vögel bieten, ist für jede Gattung, ja fast für jede Art charakteristisch, und Meister der Beobachtung, wie es Joh. Andreas Naumann war, können am Flug den Vogel erkennen. Es wäre ein Triumph für die analytische Deutung des Baues und der Bewegungsweise des Flügels, wenn man die verschiedenen Flugformen auf die anatomischen Unterschiede des Flugapparats zurückführen könnte. Das gelingt auch schon in manchen Stücken. So hängt das bestimmte Gepräge des Flugs nicht zum wenigsten von der größeren oder geringeren Zahl der Flügelschläge ab, und deren Beziehung zur Größe des Flügels ist bekannt: zwischen dem schnurgeraden, mit schnurrendem Flügelschlag schwerfällig hineilenden Flug des Eisvogels und Wasserstars und dem eleganten, mannigfach wechselnden, auf- und absteigenden Dahinfliegen einer Schwalbe ist ein gewaltiger Unterschied. Bei den kurzen Schwingen kleiner Flügel, besonders wenn sie mit der Achse des Armes einen großen Winkel bilden, werden die Federenden nicht so leicht aufgebogen wie bei den langen Schwingen großer Flügel, bei denen der Luftdruck an einem viel größeren Hebelarm wirkt; daher stellen sie sich beim Niederschlag weniger schräg gegen die Horizontalebene als diese, und die hebende Komponente des Luftdrucks überwiegt die vorwärts treibende. So erklärt sich wahrscheinlich der eigentümliche Wellenflug kleinerer Vögel, wie wir ihn bei unseren Meisen, Finken und Spechten so leicht beobachten können: sie machen schnell nacheinander eine Anzahl Flügelschläge und steigen dabei etwas auf; dann legen sie die Flügel an und schießen eine Strecke weit, unter Benutzung der erworbenen lebendigen Kraft, ohne Flügelschlag durch die Luft, wobei sie wieder sinken, um sich dann von neuem durch Flügelschlag zu heben und vorwärts zu treiben, und so im rhythmischen Wechsel weiter. Der schnell fördernde Flug der echten Ruderflügler wie Taube, Schwalbe und Falke unterscheidet sich im Aussehen deutlich von dem gemächlicheren Flug der zum Segeln befähigten Vögel wie Storch und Adler: jene haben straffe Handschwingen, und im eiligen Flug können sie so weit ausholen, daß sich die Spitzen der Flügel über dem Rücken fast berühren; die schwächeren Handschwingen der Segler gestatten so starke Beanspruchung nicht; mit mäßiger Schlagweite fliegen sie dahin, und die nachgiebiger gegen den Luftdruck sich stark aufbiegenden Schwingen vergrößern die vorwärts treibende Komponente des Luftdrucks.

Schweben und Gleiten ohne Flügelschlag ist beim Flug der Vögel gar keine seltene Erscheinung: viele schnellfliegende Vögel, wie Schwalben und Raubvögel, schalten in ihren Flug Strecken ruhigen Dahingleitens ein; die Taube, die sich beim Fluge dem Schlage nähert, oder die Krähe, die von einem Baume herabschwebt, halten dabei die Flügel unbewegt. Dort ist es die Geschwindigkeit, die im Fluge erlangt war, hier, bei der Krähe, die Beschleunigung durch die Schwere, die den Körper auch ohne Flügelschlag vorwärts treibt; der damit erlangte Gegenwind drückt gegen die schräge Fläche der Brust und trägt den Vogel, während er zugleich dessen Geschwindigkeit vermindert: der Vogel wird von der Luft getragen wie ein Papierdrache, nur daß der Drache am Faden gezogen, der Vogel durch seine durch Flügelschlag oder Schwere erlangte lebendige Kraft gleichsam geschoben wird.

Solches Schweben kann natürlich nur von kurzer Dauer sein und ist darin grundverschieden vom Segelflug, bei dem der Vogel stundenlang ohne Flügelschlag die Luft durchzieht; für den Schwebeflug genügt der relative Wind, der Segelflug braucht auch noch den absoluten Wind. Deshalb beobachten wir den Segelflug hauptsächlich in den höheren, bewegten Luftregionen und sehen dort Raubvögel oder Störche ihre Kreise ziehen, oder an und auf dem Meere, wo ebenfalls die Luft immer bewegt ist. Es gibt keinen Segler, der nicht auch den Ruderflug handhaben könnte; denn zur Erreichung der bewegten Luftschichten muß der Geier sich des Flügelschlages bedienen, und die Möwe, die segelnd plötzlich in den Windschutz eines Vorgebirges kommt, ist auf die Arbeit ihrer Flügel angewiesen.

Versuchen wir es nun zu verstehen, wie sich der segelnde Vogel die lebendige Kraft des Windes dienstbar macht. Der springende Punkt dabei ist, wie Ahlborn trefflich auseinandergesetzt hat, daß er seine Flugflächen schräg gegen den Wind stellt. Denn nur so kann er die lebendige Kraft des Windes ausnützen. Das ist nicht ohne weiteres möglich, denn die Schwere sucht den Vogelkörper mit den ausgebreiteten Flügeln so zu stellen, daß diese horizontal sind; es bedarf also einer besonderen Kraft, um die Schrägstellung zu ermöglichen, das ist die Zentrifugalkraft. Die Zentrifugalkraft kann nur bei Bewegungen auf kreisförmigen, elliptischen, schleifenförmigen oder sonst gekrümmten Bahnen einsetzen, und deshalb findet der Segelflug nie in gerader Linie, sondern stets auf mindestens teilweise gekrümmten Bahnen statt. Wir wissen, daß das Pferd in der Manege des Zirkus, daß der Radfahrer auf der elliptischen Rennbahn, daß wir selbst, wenn wir im Lauf einen scharfen Bogen beschreiben, den Körper schräg gegen die Mitte des Bogens einstellen, so daß einer Kraft das Gegengewicht gehalten wird, die am Schwerpunkte schräg nach unten und außen angreift. Diese Kraft ist die Resultierende aus zwei Einzelkräften, aus der senkrecht wirkenden Schwere und aus der nach außen wirkenden Zentrifugalkraft. Um die Kreisbahn einzuhalten, ist in jedem Augenblicke eine Richtungsänderung notwendig; ohne solche würde der auf gebogener Bahn bewegte Körper in der Tangente seiner Bahn weiterschießen, dem Beharrungsvermögen folgend; diese Äußerung des Beharrungsvermögens ist es eben, was als Zentrifugalkraft bezeichnet wird. Die Zentrifugalkraft allein ist bestrebt, den Schwerpunkt des Vogels möglichst weit nach außen zu verlegen, d. h. den Vogel so einzustellen, daß die Medianebene des Körpers in die Horizontalebene, der Rücken nach innen, der Bauch nach außen zu liegen kommt; die Schwerkraft sucht den Schwerpunkt möglichst tief zu legen, den Rücken nach oben, den Bauch nach unten. Die gemeinsame Wirkung beider Kräfte stellt der Vogel schräg mit dem Rücken nach oben und innen (Abb. 161). Das

Beharrungsvermögen oder die Zentrifugalkraft wächst mit der Schwere des betreffenden Körpers mit seiner Geschwindigkeit und mit der Krümmung der Bahn. Da nun die schräge Einstellung des Vogelkörpers durch die Zentrifugalkraft für das Segeln wesentlich ist, so sind nur große, schwere Vögel zum Segeln geeignet; bei stärkerem Winde erhalten sie größere Geschwindigkeit und sie müssen kleinere Kreise beschreiben, damit die Zentrifugalkraft vergrößert wird und der stärker abtreibenden Kraft des Windes die Wage hält.

An der Kreisbahn, die der segelnde Vogel beschreibt, kann man zwei Bögen unterscheiden, in denen sich der Vogel unter ganz verschiedenen Bedingungen befindet: den Bogen, der dem Winde zugekehrt ist, und den, der dem Winde abgekehrt ist, oder den Luvbogen und Leebogen (Abb. 162). Im Luvbogen bietet der Vogel dem Winde seine Unterseite, und der Wind erteilt ihm beständig eine Beschleunigung, so daß seine Geschwindigkeit beständig zunimmt; die Beschleunigung ist am größten in der Mitte des Luvbogens und nimmt gegen dessen Ende ab. Wenn die Stellung des Vogels verhältnismäßig

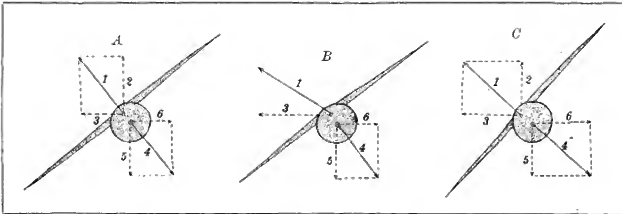


Abb. 161. Schrägstellung des Vogelkörpers beim Kreisflug.

Der Vogel wird getragen durch die Kraft des Windes, die senkrecht zur Unterseite der Flügel wirkt und in der Höhe der Flügel an der Mitte des Körpers angreift (*1*); sie kann in eine senkrechte, tragende (2) und eine wagrechte, beschleunigende Komponente (*3*) zerlegt werden. Andrerseits wirken am Vogelkörper, und zwar in dessen Schwerpunkt angreifend, die Schwerkraft (*5*) senkrecht und die Zentrifugalkraft (*6*) wagrecht; wenn ihre Komponente (*4*) der Windwirkung entgegengesetzt und gleich ist, befindet sich der Vogel im Gleichgewicht (*A*). Wird durch Zunehmen der Windstärke (*1*) dieses Gleichgewicht vorübergehend gestört (*B*), so kann es wieder hergestellt werden, indem der Vogel kleinere Kreise beschreibt und dadurch die Wirkung der Zentrifugalkraft vergrößert; dabei wird dann durch die gegeneinander wirkenden Kräfte (*1* u. *4*) sein Körper schräger gestellt (*C*). Nach Ahlborn.

schräg ist, kann die vertikal von unten nach oben wirkende Komponente des Windes zugunsten der vorwärtstreibenden verringert sein, und der Vogel sinkt im Luvbogen etwas. Auf der Grenze von Luv- und Leebogen ist der Höhepunkt der Geschwindigkeit erreicht und zugleich der tiefste Punkt der Bahn; eine Beschleunigung tritt hier nicht mehr ein. Mit Hilfe der im Luvbogen erlangten Geschwindigkeit muß nun der Vogel den Leebogen durchsegeln und sie zugleich benutzen, um die im Luvbogen verlorene Höhe einzubringen, zu steigen. Die größte Schwierigkeit, die dabei zu überwinden bleibt, ist die Gefahr des Rückenwindes: wenn der Vogel einfach in der Stellung, die ihm Schwere und Zentrifugalkraft geben, im Luvbogen fliegen würde, so würde der Wind gegen seinen Rücken wehen und ihn in die Tiefe drücken. Solange noch seine Geschwindigkeit in der dem Wind parallelen Bewegungsrichtung größer ist als die des Windes, sicher also im ersten Viertel des Leeboges, merkt er nichts vom Rückenwind; je mehr aber seine Bahn sich senkrecht zur Windrichtung stellt, um so mehr wird der Wind auf ihn einwirken können. Der Vogel hat zwei Mittel, dies zu vermeiden: einmal dadurch, daß er sich schräg zu seiner Bahn stellt, in die Richtung, aus der für ihn der Wind kommt, nicht der absolute, sondern der Flugwind, der sich aus dem absoluten Winde und dem entgegengesetzt zur

Bewegungsrichtung wirkenden Luftwiderstand, dem Gegenwind, zusammensetzt. Er nimmt also eine Stellung wie ein traversierender Reiter. Diese Einstellung gelingt dem Vogel leicht bei großem Kreise und schwachem Winde, wo die neue Richtung nicht sehr von der Bahn abweicht. Das zweite Mittel ist Schrägstellung der Längsachse zur Horizontalebene, wodurch der Neigungswinkel der Flugflächen zum Winde vergrößert und der Wind auf der Unterseite der Flügel gefangen wird. Die Wirkung ist, daß der Vogel im Leebogen gehoben wird. Am Ende des Leebogens ist die Geschwindigkeit des Vogels sehr vermindert; er hat den höchsten Punkt seiner Bahn erreicht und bekommt nun im Luv-

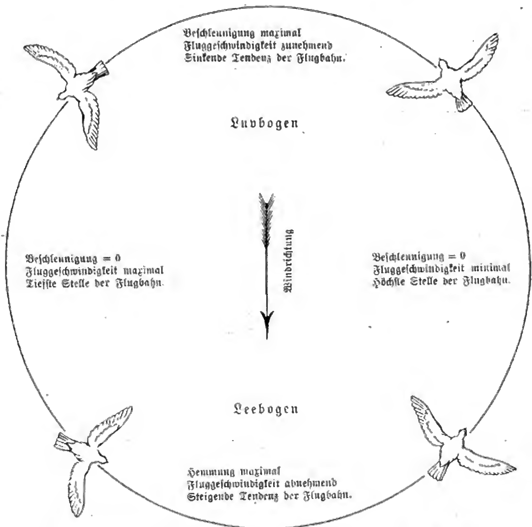


Abb. 162. Schema des Segelflugs auf kreisförmiger Bahn. Nach Ahlborn.

bogen beim Sinken durch die Schwere und durch die Einwirkung des Windes, der wieder auf die Unterseite seiner Flugflächen vorwärtstreibend einwirkt, aufs neue eine große Eigengeschwindigkeit, die bis zum Ende des Luvbogens zunimmt, um im Leebogen wieder verbraucht zu werden, und so fort.

Wenn die im Leebogen erreichte Steigerung im Luvbogen nicht aufgebraucht wird, so kann sich der Vogel mit Hilfe des Windes zu immer bedeutenderen Höhen hinaufschrauben. Wenn der Vogel die im Luvbogen erlangte Geschwindigkeit dazu benutzt, um zunächst erst eine Strecke weit in der Tangente weiterzuschweben und dann erst mit schleifenförmiger Biegung der Bahn im Leebogen zu steigen, dann aufs neue dem Winde seine Flugflächen zu bieten und neue Geschwindigkeit zu erwerben, die er wieder ebenso ausnutzt, so kann

er ohne Flugbewegung auch größere horizontale Strecken zurücklegen. Solche Manöver sind bei Störchen und Raubvögeln, besonders aber bei Möwen vielfach zu beobachten.

Bei den Segelvögeln sind die Flugmuskeln schwächer entwickelt als bei den Ruderern, weil sie ihre Flügel weniger rudernd verwenden und beim Segeln überhaupt keine äußere Arbeit mit den Flugmuskeln verrichten, sondern nur durch starke Spannung derselben eine Bewegung der Flügel durch den Winddruck verhindern. Auch die Handschwingen werden weniger in Anspruch genommen und brauchen daher nicht so stark zu sein wie bei den Ruderfliegern. An ihren Brustmuskeln verlaufen die Fasern mehr senkrecht zum Brustbeinkamm, während sie bei den Ruderern mehr schräg nach vorn gerichtet sind, damit sie dem Druck nach vorn, den der Flügel bei seiner Senkung erleidet, Widerstand leisten können. Die Flügel selbst sind bei den Seglern flacher gebaut und haben verhältnismäßig größere Flächen: sie sind geeignet, starke Flugwinde bei geringer Neigung der Flügelflächen auszunutzen.

Wo horizontal oder schräg aufsteigende Luftströmungen vorkommen, kann der Vogel natürlich auch diese benutzen und mit einer erlangten Geschwindigkeit große Strecken geradeaus segeln, ohne einen Flügelschlag zu tun, da ja der Schwere durch den von unten drückenden Luftstrom das Gleichgewicht gehalten wird. Ein solches Geradeaussegeln ohne Flügelschlag kann also nicht als Beweis dafür angeführt werden, daß der Vogel sich durch eine in der Entfernung unsichtbare, zitternde Flugbewegung in der Höhe erhalte und vorwärts bewege. Derartige Luftströmungen sind es auch, die den nahe der Meeresoberfläche segelnden Albatros über die Wellenberge hinwegheben.

Bisher haben wir nur den Flug und die spezifischen Flugwerkzeuge in ihren gegenseitigen Beziehungen betrachtet. Aber dem ganzen Körper des Vogels ist seine charakteristische Gestaltung im Zusammenhang mit seiner Flugfähigkeit gegeben. Die Knochen sind bei möglichster Festigkeit mit größter Materialersparnis aufgebaut; die langen Knochen sind Röhrenknochen, enthalten aber im Inneren nicht Mark, wie bei den Säugetieren, sondern Lufträume; auch in die übrigen Knochen erstreckt sich das Luftraumsystem, das den ganzen Vogelkörper durchzieht und dessen besondere Beziehungen zur Atmung beim Flug wir später noch zu betrachten haben. Infolge davon ist das Knochengerüst leichter geworden, als es bei gleich schweren Säugetieren ist: bei der Hausgans (etwa 3800 g Körpergewicht) macht das Skelett 13,4% des Gesamtgewichtes aus, bei dem gleich schweren Makak (Inuus cynomolgus L.) dagegen 16,8%; beim Zeisig macht es 6,6%, bei der Hausmaus von gleichem Gewicht 8,4%; beim Zaunkönig wiegt es 7,14%, bei der gemeinen Spitzmaus (Sorex vulgaris) 8%. Das Knochengerüst würde durch die geringe Massigkeit eine Einbuße an Festigkeit erleiden, wenn nicht bei den Vögeln die Knochensubstanz im allgemeinen härter wäre als bei den Säugern. Das kommt durch den reicheren Gehalt an Salzen: während bei den Säugern die Knochen des Hasen mit 75,15% anorganischer Substanz die aschereichsten sind, haben bei den Vögeln die der Waldschnepfe etwa 80, die der Turteltaube sogar 84,3% Knochenasche. Durch ihren hohen Gehalt an Salzen werden die Vogelknochen spröder als die der Säuger und splittern leichter, ein Grund, weshalb sie z. B. von den Hunden ungern gefressen werden.

Dadurch, daß die Vordergliedmaßen zu Flügeln umgewandelt sind, werden sie den anderen Funktionen, besonders der Beteiligung am Tragen des Körpers entzogen; diese Aufgabe fällt den Hintergliedmaßen allein zu. Wie bei allen Zweifüßlern mußten diese dazu entsprechend fest mit dem Körper verbunden werden: das geschieht durch die Größe des Beckens und seine enge Verbindung mit der Wirbelsäule. Der Oberschenkel ist vom

Hüftgelenk aus stark nach vorn gerichtet, und dadurch wird der Fuß so weit nach vorn gerückt, daß er den Schwerpunkt wirksam unterstützt, ohne daß, wie bei anderen Zweifüßlern (Mensch, Känguruh) eine Aufrichtung der Wirbelsäule notwendig wäre. Aber auch die Greiffunktion der Vordergliedmaßen ging bei ihrem Funktionswechsel verloren; sie übernahm der Schnabel, der dem Vogel gleichsam eine Hand ist, die Beute fängt, das Gefieder ordnet, das Nest baut. Die Länge und Beweglichkeit des Halses, die gegenüber den kurzhalsigen Reptilien und den auf 7 Halswirbel beschränkten Säugern besonders auffällt, ist aufs engste verknüpft mit der Vielseitigkeit in der Verwendung des Schnabels. Die ungemein kräftige Verdauung, die durch einen drüsenreichen Sekretmagen und einen starken Muskelmagen gefördert wird, verhindert eine längere Beschwerung des Fliegers durch zu reichlichen Darminhalt. Während bei allen anderen Wirbeltiergruppen wenigstens eine Anzahl Arten lebendige Junge zur Welt bringen, sind die Vögel ohne Ausnahme eierlegend, und zwar wird stets nur ein Ei auf einmal legereif. Das längere Tragen einer größeren Anzahl von Jungen im Eileiter würde für die Flugbewegung eine sehr hinderliche Belastung bilden. Die Fledermäuse sind ja lebendig gebärend; aber ihre Fruchtbarkeit ist entsprechend gering: die besser fliegenden Schmalflügler bringen zwei, die schlechter fliegenden Breitflügler sogar nur ein Junges jährlich zur Welt. Unter den Insekten haben in der Tat bei manchen Arten die Weibchen wegen zu starker Belastung durch die Eier das Fliegen aufgegeben und z. T. sogar die Flügel nahezu oder ganz verloren, so bei den Leuchtkäfern (Lampyris) und bei einer Anzahl von Schmetterlingen aus den Familien der Spinner und Spanner (vgl. S. 64). — So beherrscht der Flug, die charakteristischste Lebensäußerung des Vogels, die gesamte Ausbildung des Vogelkörpers und hat zu weitgehenden Umbildungen der Organisation geführt; wir verstehen den Bau des Vogels recht eigentlich erst unter diesem Gesichtspunkte.

Zweites Buch

Der Stoffwechsel und seine Organe

Die Gesamtheit der chemischen Umwandlungen, die sich im Dienst eines tierischen Organismus und unter dessen Vermittlung vollziehen, bezeichnen wir als den Stoffwechsel des Tieres. Sie bestehen, wie schon oben (S. 4 f.) auseinandergesetzt wurde, teils im Aufbau, teils in der Zersetzung komplizierter chemischer Verbindungen. Nach der zeitlichen Aufeinanderfolge dieser Vorgänge und nach der Bedeutung, die sie für den Tierkörper haben, können wir verschiedene Phasen des Stoffwechsels unterscheiden. Die erste Stufe, sowohl zeitlich wie auch insofern, als sie für die weiteren Stoffwechselvorgänge als Grundlage dient, ist die Aufnahme und die vorbereitende mechanische und chemische Verarbeitung der Nahrung; ihr folgt die Einverleibung der für den Körper brauchbaren Stoffe und deren weitere Umwandlung für die Bedürfnisse des Körpers, und schließlich der Transport der entsprechend vorbereiteten Stoffe an die Verbrauchsstellen, also mit kurzen Bezeichnungen die Ernährung (in engerem Sinne), der intermediäre Stoffwechsel und die Zirkulation. Damit parallel verlaufen die Zersetzungsvorgänge in den arbeitenden Organen und die Fortschaffung der dabei entstandenen Zersetzungsprodukte, die Exkretion. Von der Tatsache ausgehend, daß der Stoffwechsel die Quelle ist, aus der die Energie, die sich als Leben äußert, ihren Ursprung nimmt, könnten wir auch sagen, daß wir als Vorgänge des Stoffwechsels Anhäufung, Transport und Auslösung von Energie zu bezeichnen haben.

A. Die Ernährung.

1. Die Nährstoffe und ihre Einverleibung.

Zum Aufbau des tierischen Organismus und zur Erhaltung seiner Lebensäußerungen sind bestimmte Stoffe erforderlich, die wir Nährstoffe nennen. Jede Substanz, die geeignet ist, einen zur Zusammensetzung des Organismus bestimmten Stoff zum Ansatz zu bringen oder die Abgabe eines solchen zu verhüten, ist ein Nährstoff. Die vorzüglichsten Nährstoffe sind diejenigen, die in sich alle jene Urstoffe, aus denen die lebende Substanz sich zusammensetzt, in direkt verwertbarer Form enthalten: das sind die Eiweißstoffe. Mit bloßer Eiweißnahrung kann ein Tier leben und wachsen; aus Eiweiß können alle die verschiedenen Substanzen im Tierkörper gebildet werden, auch z. B. Fette und Kohlenhydrate, wie Glykogen. Es ist die Urnahrung der Tiere, die Nahrung, die ihnen für den Aufbau neuer tierischer Substanz, also für das Wachstum und den Ersatz abgenutzter Körperteile unbedingt notwendig ist; es unterhält den Baustoffwechsel. Ja es gibt sogar einige Protozoën, die eine andre Nahrung gar nicht zu verarbeiten vermögen. Die Kohlenhydrate dagegen, wie Stärke und Zucker, und die Fette sind nicht imstande, für sich allein den Tierkörper zu erhalten, da sie ihm einen wichtigen Bestandteil jeglichen Protoplasmas, den Stickstoff, nicht zuführen. Sie sind aber imstande, die Kosten für manche Verrichtungen des Organismus zu tragen und dienen zur Erzeugung von Arbeit und Wärme, die sonst von der wertvolleren Eiweißnahrung oder, beim Fehlen von Nahrung, unter Zersetzung protoplasmatischer Körperbestandteile geliefert würden. So ist

ein Kohlenhydrat, das Glykogen, im ruhenden Muskel reichlich vorhanden und wird verbraucht, wenn der Muskel in Tätigkeit ist; andrerseits ist es bekannt, daß bei fehlender oder unzureichender Nahrungsaufnahme die Fettvorräte im Körper schnell aufgebraucht und zur Unterhaltung gewisser Lebensvorgänge verwendet werden. Kohlenhydrate und Fette werden daher, weil sie den Verbrauch stickstoffhaltiger Bestandteile des Körpers oder der zu ihrem Aufbau unentbehrlichen Nährstoffe verhindern, als Ersatznahrung bezeichnet. Sie kommen für den Baustoffwechsel nicht in Betracht, sondern nur für den Betriebsstoffwechsel.

Auch das Wasser ist an der Bildung von Körpersubstanz unmittelbar und mittelbar beteiligt, indem es einerseits selbst einen Bestandteil derselben ausmacht, andrerseits aber die sonstigen Verbrauchsstoffe löst und damit deren Zufuhr ermöglicht. Nicht minder ist der Sauerstoff als Nährstoff anzusehen. Zwar können manche Tiere, z. B. Frösche, ohne Zufuhr freien Sauerstoffs von außen dauernd oder doch wenigstens eine Zeitlang am Leben bleiben; aber sie leben dann nicht ohne Sauerstoffverbrauch, sondern verschaffen sich den erforderlichen Sauerstoff auf Kosten von lebender Substanz, die dabei zerstört wird. Sauerstoff ist also ebenfalls im Sinne der oben angeführten Definition ein Nährstoff. — Es kommen noch mancherlei andere Stoffe hinzu, insbesondere gewisse Salze, in denen verschiedene, zum Aufbau von Körpersubstanz notwendige Mineralbestandteile, Kalium, Natrium, Eisen, Phosphor u. a., enthalten sind.

Von einem etwas anderen Gesichtspunkte betrachtet man die Ernährung, wenn man alle diejenigen Stoffe als Nährstoffe bezeichnet, die in unserem Körper eine Energiequelle bilden. Auf den ersten Blick scheint damit die gleiche Umgrenzung gegeben zu sein. Bei genauerer Prüfung aber ergibt sich, daß im einzelnen zwischen dem, was die beiden Definitionen unter Nährstoffen begreifen, doch manche Abweichungen bestehen. So ist Wasser eine Verbindung, die sich nur unter Zufuhr von Energie weiter zersetzen läßt: es kann daher unmöglich als Energiequelle dienen, und doch wird man diesen in aller lebenden Substanz enthaltenen und zur Erhaltung des Lebens unbedingt erforderlichen Stoff als Nährstoff ansehen müssen. Dagegen wird dem Körper durch Oxydation von aufgenommenem Alkohol Energie in Gestalt von Wärme geliefert, ohne daß damit die Abgabe notwendiger Körperbestandteile verhütet würde; Alkohol ist als Energiequelle für den Körper nicht zweckmäßig verwertbar, wir können ihn also nicht unter die Nährstoffe einbeziehen.

Die Einverleibung der Nährstoffe in den Körper nennen wir Ernährung. Es ist darunter nicht bloß die grobe Aufnahme der Nahrungsmittel in den Körper, also das Fressen und Trinken der Tiere verstanden. Denn damit ist ja nur eine scheinbare Aufnahme gegeben: auch im Darmkanal befinden sich diese Stoffe noch außerhalb der Körpersubstanz. Nahrungsmittel sind auch nicht gleichbedeutend mit Nährstoffen: sie enthalten neben diesen noch gar mancherlei Stoffe, die überhaupt nicht aufnahmefähig sind, z. B. die verholzten Teile der pflanzlichen Nahrung. Zur Ernährung gehört vielmehr noch die endgültige Aufnahme, die Aufsaugung oder Resorption der Nährstoffe. Diese ist aber nur beim Wasser und den in Wasser gelösten bzw. löslichen Stoffen direkt möglich. Die meisten Nährsubstanzen müssen erst in löslichen, resorptionsfähigen Zustand übergeführt werden, und das geschieht durch chemische Umwandlungen, die durch gewisse, von der lebenden Substanz gebildete Stoffe hervorgerufen werden. Diesen chemischen Aufschluß der Nahrung nennen wir Verdauung. Ihr geht häufig noch ein mechanischer Aufschluß voraus, der durch Zerkleinern und Zermalmen der Nahrung dem Eindringen der chemischen Lösungsmittel die Wege ebnet.

Eine Verdauung ist naturgemäß nicht bei allen Nahrungsmitteln notwendig. Manche zuckerhaltige Lösungen, die die Tiere an Pflanzen lecken, kommen ohne Vorbereitung zur Aufnahme. Die Darmparasiten, die von Nahrungssaft umgeben sind, brauchen nicht zu verdauen; ihnen bieten sich die Nährstoffe sofort resorptionsfähig dar. Unter die Nährstoffe, die keiner weiteren Vorbereitung bedürfen, um in den Körper aufgenommen zu werden, gehört auch der Sauerstoff. Die Sauerstoffaufnahme bildet naturgemäß einen Teil der Ernährung. Da aber die Organe dafür von den übrigen Ernährungsorganen bei den höheren Tieren, von denen die Naturbetrachtung historisch ihren Ausgang nahm, durchaus gesondert sind, so ist der Vorgang der Sauerstoffaufnahme von dem der übrigen Ernährung als Atmung abgetrennt, und es empfiehlt sich aus methodischen Gründen, diese Trennung beizubehalten.

Andre Nährsubstanzen sind unlöslich in Wasser, oder sie befinden sich in kolloidalem Zustande, d. h. sie sind zwar mit Wasser mischbar, können aber in diesem Zustande nicht durch tierische Membranen diffundieren und sind daher nicht resorptionsfähig. Um sie chemisch aufzuschließen und resorptionsfähig zu machen, werden im Organismus bestimmte Stoffe gebildet, die eine Lösung derselben herbeiführen. So wird z. B. der Kalk, der für viele Lebewesen notwendig ist, meist als im Wasser unlösliches kohlensaures Salz aufgenommen und durch Salzsäure, die der Körper ausscheidet, in lösliches Chlorcalcium verwandelt. Bei den meisten Nährstoffen jedoch geschieht die chemische Vorbereitung durch eine besondere Art von Stoffen, die nur den Lebewesen eigen sind, in der anorganischen Natur aber nicht in gleicher Weise angetroffen werden, durch die Fermente.

Die Fermente sind für den chemischen Aufschluß der aufgenommenen Nahrung, d. h. ihre Verwandlung in wasserlösliche, aufsaugbare Stoffe, und für die weitere Umwandlung dieser Stoffe an den Verbrauchs- und Stapelplätzen im Körper von hervorragender Wichtigkeit. Ihre Wirksamkeit im einzelnen ist eine sehr mannigfaltige; im allgemeinen aber sind sie darin gleich, daß sie chemische Vorgänge veranlassen, die den Zerfall komplizierterer, weniger beständiger Verbindungen in weniger komplizierte, beständigere zur Folge haben. Ein solches Ferment, die Diastase, die u. a. im Mundspeichel bei Säugetieren vorkommt, spaltet die unlösliche Stärke in einfacher zusammengesetzte, lösliche Zuckerarten. — Die Schleimhaut des wahren (vierten) Magens der Kälber oder Schafe und manche Pflanzen, z. B. das Labkraut (Galium verum L.) wurden schon lange bei der Käsebereitung dazu verwendet, die Milch zum Gerinnen zu bringen. Der wirksame Bestandteil dieser Mittel ist ein Ferment, das Labferment, das auch im menschlichen Magen abgesondert wird; dieses spaltet das in der Milch gelöste, aber nicht diffundierbare Kaseïn, einen Eiweißkörper, in den schwerer löslichen Käsestoff, der als Niederschlag ausfällt, und einen zweiten Bestandteil, der in den Molken in Lösung bleibt. Die genannten Spaltungen gehen unter Aufnahme von Wasser vor sich; man bezeichnet sie als hydrolytische. Andre fermentative Vorgänge sind mit Aufnahme von Sauerstoff verbunden: so wird durch die Einwirkung des Hefepilzes (Saccharomyces), mit Hilfe eines in seinen Zellen enthaltenen Ferments, der sogenannten Zymase, Zucker unter Sauerstoffverbrauch in Alkohol und Kohlensäure gespalten; das ist ein oxydativer Fermentierungsprozeß.

Die Ausgangsstoffe, die durch Fermente gespalten werden, besitzen eine größere latente Energie als die entstehenden Spaltprodukte: z. B. ist die Verbrennungswärme des Zuckers größer als die des daraus durch Gärung entstehenden Alkohols — die Kohlensäure besitzt keine Verbrennungswärme mehr. Daher wird bei der Umsetzung Energie frei, und zwar in Gestalt von Wärme.

Für die Wirkungsweise der Fermente ist es bezeichnend, daß bei den chemischen Veränderungen, die sie veranlassen, sie selbst nicht aufgebraucht werden, sondern unverändert übrigbleiben. Es können daher mit kleinen Mengen eines Fermentes außerordentlich große, wenn auch nicht unbegrenzte Wirkungen erzielt werden. Diastase vermag ihr 2000faches Gewicht an Stärke in Zucker umzuwandeln, und ein Teil Labferment bringt die 400000fache Menge Kaseïn zur Abscheidung. — Für diese Art Wirkung fehlt es durchaus nicht an Parallelen in der anorganischen Chemie. So wird das Wasserstoffsuperoxyd (H_2O_2) durch viele Körper, wie Gold, Silber oder Mangansuperoxyd, besonders wenn sie fein verteilt sind, in Wasser und Sauerstoff zersetzt, oder Ameisensäure wird durch den Staub gewisser seltner Metalle (Iridium u. a.) in Kohlensäure und Wasser gespalten, ohne daß die anstoßgebenden Mittel sich verändern. Einen solchen Vorgang nennt der Chemiker Katalyse, die Wirkungsweise katalytisch. Wie diese Wirkung zustande kommt, darüber weiß man nichts Sicheres, und die Hypothesen, die man zur Erklärung dieser Erscheinungen erdacht hat, sind noch so wenig durch Tatsachen gestützt, daß wir hier von ihnen absehen können. Sehr wahrscheinlich aber ist es, daß die Wirksamkeit der Fermente auf denselben Grundlagen beruht, wie die der anorganischen katalysierenden Stoffe.

Jedes Ferment hat nur einen sehr beschränkten Wirkungskreis; meist ist es nur ein Stoff, zuweilen einige nahe verwandte, die der Einwirkung eines bestimmten Fermentes unterliegen. Das Ferment ist einem Schlüssel vergleichbar, der nur ein ganz bestimmt gearbeitetes Schloß schließt, alle andren dagegen nicht zu öffnen vermag.

Man hat früher einen scharfen Unterschied zwischen zwei Arten von Fermenten gemacht. Bei dem einen ist die Wirkung des Fermentes unabhängig von der Verbindung mit der lebenden Zelle, in der es erzeugt wird. Man kann z. B. aus der Bauchspeicheldrüse der Wirbeltiere einen Stoff ausziehen, der vollkommen frei ist von lebenden Zellresten und neben anderen, wirksamen Bestandteilen auch das eiweißspaltende Ferment des Bauchspeichels, das Trypsin, in ungeschwächter Kraft enthält. Ja man kann sogar aus dieser Lösung durch Alkohol oder andre Mittel einen Niederschlag ausfällen und diesen trocknen; das Pulver, das man bekommt, bewahrt die Fähigkeit, bei erneuter Wiederauflösung in Wasser Eiweiß zu zerlegen. Dagegen ist es nicht möglich, aus den Hefezellen, welche die alkoholische Gärung des Zuckers hervorrufen (s. o.), die wirksamen Bestandteile durch Wasser oder ähnliche Mittel auszuziehen; man glaubte, daß die fermentative Wirkung hier mit dem Leben der Zelle aufs engste verknüpft, daß sie ein Lebensvorgang sei. Danach unterschied man ungeformte Fermente oder Enzyme, die in ihrer Tätigkeit nicht an den Zusammenhang mit der erzeugenden Zelle gebunden sind, und geformte Fermente oder Fermentorganismen, die als lebende Zelle wirken. Dieser Unterschied ist durch neuere Untersuchungen verwischt. Buchner ist es gelungen, aus den Zellen des Hefepilzes durch hohen Druck einen Saft herauszupressen, der die zuckerspaltende Kraft der Hefe besitzt, ohne irgendwelche lebendigen Bestandteile zu enthalten. Man hält es daher für wahrscheinlich, daß auch in den Fermentorganismen enzymartige Stoffe das wirksame Element bilden, daß diese aber, sei es durch die Undurchdringlichkeit der Zellmembran, sei es durch ihre eigene Unlöslichkeit in der Zelle zurückgehalten werden und nur durch Zertrümmern derselben aus ihr befreit werden können.

Im Tierreiche treffen wir einerseits intrazellular wirkende, andererseits nach außen abgeschiedene, sezernierte Fermente. Schon bei den Einzelligen begegnet uns dieser Unter-

schied: viele Bakterien bereiten den Nährboden, auf dem sie leben, durch ausgeschiedene Fermente zur Aufnahme vor, d. h. verdauen ihn außerhalb ihres Körpers; bei den meisten Protozoën aber spielt sich die Verdauung aufgenommener Nahrungskörper innerhalb der Zelle ab. Der gleiche Unterschied findet sich bei den Vielzelligen wieder: bei manchen geschieht die Verdauung in den Darmzellen, intrazellular; bei anderen wird die verdauende Flüssigkeit, in der die Fermente enthalten sind, von den Zellen in den Darmraum abgeschieden und spaltet dort die Nährstoffe. Es ist aber kein Grund vorhanden, zwischen den intra- und den extrazellular wirkenden Fermenten einen Unterschied zu machen, um so weniger, als sie oft einander mindestens in ihrer Wirkungsweise, vielleicht auch in ihrer Zusammensetzung, vollkommen gleich sind.

Über die chemische Natur dieser fermentativ wirkenden Zellbestandteile sind wir noch sehr wenig unterrichtet; es ist bisher nicht einmal geglückt, diese Stoffe von allen Verunreinigungen zu befreien und für sich allein rein darzustellen. Man hat sie früher für eiweißartige Substanzen gehalten; es waren aber wahrscheinlich nicht die Fermente selbst, sondern fremde Beimengungen, auf welche die Eiweißreaktion zurückzuführen ist. Für einige Fermente ist es jetzt sicher, daß sie keine Eiweißstoffe sind. Damit ist aber durchaus nicht gesagt, daß dies für alle gelten müsse; es ist vielmehr sehr wohl denkbar, daß die Fermente verschiedenen chemischen Gruppen angehören.

Fermente finden wir überall, wo es Leben gibt, im Pflanzen- wie im Tierreich, im niedersten Pilze wie im Waldbaum, im einfachsten Bakterium wie im Menschen. In derselben Zelle können sogar mehrere Fermente nebeneinander vorkommen. Ihre Wirksamkeit erstreckt sich nicht bloß auf die Nahrungsaufnahme, sondern auf den gesamten Stoffwechsel; wir begegnen ihnen daher bei höheren Tieren nicht bloß im Verdauungskanal und seinen Anhangsdrüsen, sondern auch an vielen anderen Stellen des Körpers, z. B. in der Milz, in den Muskeln. Wenn auch nicht, wie es schon geschehen, das Leben überhaupt als Fermenttätigkeit bezeichnet werden darf, so sind doch die Fermente für das Leben unentbehrlich.

Wir wollen kurz einen Blick auf die für die Ernährung des tierischen Körpers wichtigsten Fermentwirkungen werfen. Es sind naturgemäß jene, die eine Zerlegung der wichtigsten ungelösten Nährstoffe, der Eiweißsubstanzen, Kohlenhydrate und Fette bewirken und damit deren Lösung und Resorption ermöglichen. Überall verbreitet finden wir die Spaltung von Eiweiß in einfachere, stickstoffhaltige Verbindungen: in dem ganzen Tierreiche begegnen uns tryptische Fermente, Verwandte des Trypsins der Wirbeltiere, die das Eiweiß in Ammoniak, Aminosäuren (z. B. Leucin, Tyrosin) und Hexonbasen zerlegen. Dazu kommt bei den Wirbeltieren noch ein anderes eiweißlösendes Ferment, das Pepsin; es unterscheidet sich vom Trypsin dadurch, daß es zu seiner Wirksamkeit freier Säure bedarf, während jenes am besten in neutraler oder alkalischer Lösung wirkt, und daß es das Eiweiß bei weitem nicht so energisch spaltet: die Endergebnisse der Pepsinverdauung, die Peptone, sind noch recht kompliziert gebaute Körper. Sehr wichtig ist die Spaltung vieler Kohlenhydrate, nämlich mancher Zuckerarten, besonders aber der Stärke. Stärke, die einen Hauptbestandteil der pflanzlichen Nahrungsstoffe bildet, ist unlöslich und daher nicht resorbierbar; durch die Einwirkung der Diastase, eines im Pflanzen- und Tierreiche sehr verbreiteten Fermentes, wird sie in lösliche Zuckerarten (Dextrin und Maltose) zerlegt. Auch den Zellstoff der Pflanzen, die Zellulose, deren Zusammensetzung derjenigen der Stärke sehr ähnlich ist, können manche Tiere (Schnecken, Fische) durch ein Ferment, die Cytase, in lösliche Verbindungen verwandeln. Schließlich ist für den tierischen Stoff-

wechsel die Zersetzung des Fettes durch Fermente von höchster Wichtigkeit: die Fette sind in Wasser unlösliche Verbindungen von Glyzerin mit verschiedenartigen Fettsäuren, der Palmitin-, der Stearin- und der Ölsäure. Durch die als Lipasen bezeichneten Fermente, wie ein solches z. B. im Bauchspeichel vorkommt, wird Fett verseift, d. h. es wird in Glyzerin und freie Fettsäure gespalten, die beide wasserlöslich und resorbierbar sind.

2. Ernährungsweisen der Tiere.

Nicht allen Tieren sind die Fermente als unentbehrliche Hilfsmittel bei der Ernährung nötig; es gibt auch solche, die sich lediglich von löslichen, ohne weiteres aufsaugbaren Stoffen ernähren, die also der Fermente zum chemischen Aufschluß ihrer Nahrung gar nicht bedürfen. Manche Geißeltierchen, deren Einbeziehung in die Reihe der Tiere freilich nicht unbestritten ist, und auch einige andere Infusorien besitzen Chlorophyll (s. o. S. 43) und bauen mit dessen Hilfe aus anorganischem Nährmaterial, aus Kohlensäure und Wasser, höhere organische Verbindungen auf, die sich mit stickstoffhaltigen Salzen zu eiweißartigen Stoffen zu kombinieren vermögen. Eine solche Ernährungsart, die sonst nur den grünen Pflanzen zukommt, nennen wir holophytisch, die Tierchen selbst Holophyten.

In stehendem, fauligem Wasser ferner und in feuchtem Boden, wo pflanzliche und tierische Stoffe verwesen, d. h. unter Einwirkung niederster Organismen sich zersetzen, sind häufig so viele organische Stoffe in Lösung vorhanden, daß Lebewesen durch Aufnahme derselben alle zum Aufbau von Protoplasma notwendigen Substanzen gewinnen können. Meist sind es freilich Pflanzen, die sogenannten Saprophyten, vorwiegend Spaltpilze und andere Pilze, aber auch einzelne Blütenpflanzen, die sich so ernähren. Aber auch einige Tiere vermögen so zu leben: sicher weiß man das von manchen Einzelligen, vor allem manchen Geißeltierchen (Chilomonas, Astasia); aber vielleicht besitzen auch manche Infusorien und selbst niedere Würmer die gleiche Ernährungsweise. Man kann diese Tiere als Saprozoën bezeichnen.

Schließlich machen sich manche Tiere, die den Darm anderer Tiere bewohnen, den durch diese vorbereiteten Speisebrei zunutze und nehmen aus ihm die zur Resorption fertigen Nährstoffe auf. Es sind Schmarotzer oder Parasiten, wie etwa Bandwürmer, Spulwürmer oder darmbewohnende Infusorien. Aber nicht alle Parasiten, ja nicht einmal alle Darmparasiten gehören hierher. Denn diejenigen, die sich z. B. vom Blute ihres Wirtstieres nähren, nehmen, ganz abgesehen von der festen Substanz der Blutkörperchen, auch in dem flüssigen Blutserum einen Stoff auf, der nicht einfach resorbiert werden kann, da er durch organische Membranen nicht zu diffundieren vermag; auch sie also müssen mit Hilfe von Fermenten die Nährstoffe zur Lösung bringen.

Diejenigen Tiere, welche feste Nahrung aufnehmen, könnte man, im Gegensatz zu den eben aufgezählten, Fresser nennen. Die Fresser nehmen ihre Nahrung entweder nur aus dem Pflanzenreiche, wie der Maikäfer oder das Schaf; oder sie beschränken sich auf tierische Nahrung, wie die Seesterne oder der Hecht; oder sie machen keinen Unterschied und nehmen sowohl pflanzliche wie tierische Nahrung zu sich, wie wir das beim Raben oder beim Menschen sehen. Wir unterscheiden danach Pflanzenfresser oder Herbivoren, Fleischfresser oder Karnivoren und Allesfresser oder Omnivoren.

Die von den Fressern aufgenommenen Nahrungsmittel sind meist derart, daß sie nicht in ihrem ganzen Umfange in Lösung gebracht werden können; manche Teile von ihnen

sind unverdaulich. Der Chitinpanzer eines Käfers wird im Magen eines Vogels der Auflösung ebenso wiederstehen wie die Kieselhülle der Diatomee im Plasma eines Infusors oder die Zellmembranen pflanzlicher Nahrung im Magen des Menschen. Auch die umwandlungsfähigen Substanzen werden durchaus nicht alle gelöst, sondern nur so weit, als sie den Spaltungs- und Lösungsmitteln zugänglich sind: ein mehr oder weniger großer Teil derselben kann unverändert zurückbleiben. Schließlich nehmen auch die resorbierenden Zellen nicht unterschiedlos alles auf, was gelöst ist, sondern treffen eine Auswahl unter den Stoffen, die sie auffaugen, so daß auch gelöste Stoffe bleiben können, ohne resorbiert zu werden. Diese Reststoffe müssen aus dem Darme wieder entfernt werden: sie werden als Kot ausgestoßen. Es steht also der Vorgang dieser Ausstoßung, die Defäkation, in notwendigem Zusammenhang mit der Aufnahme fester Nahrung. Bei den Tieren, welche gelöste Nahrung aufnehmen, ist eine Defäkation unnötig: wir finden bei den Holophyten, den Saprozoën und vielen Darmparasiten nichts davon.

Die bei weitem größte Mehrzahl der Tiere gehört zu den Fressern. Bei Betrachtung ihrer Ernährung haben wir also einzelne Stufen zu unterscheiden: 1. die Nahrungsaufnahme und den mechanischen Aufschluß der Nahrung, soweit ein solcher stattfindet 2. den chemischen Aufschluß der Nahrung; 3. die Resorption und 4. die Defäkation. Die Verschiedenheiten dieser Vorgänge in den einzelnen Abteilungen der Tiere sollen uns jetzt näher beschäftigen.

3. Die Ernährung der Protozoën.

Unter den einzelligen Tieren finden wir, wie schon oben erwähnt, einige Holophyten und wenige Saprozoën. Zahlreiche von ihnen leben als Parasiten innerhalb der Gewebe und in den Körperhöhlen anderer Tiere oder schmarotzen auf deren Oberfläche: so besteht die ganze Ordnung der Sporozoën aus Zellparasiten, und unter den Geißel- und Wimperinfusorien finden wir eine ziemliche Anzahl solcher, die der schmarotzenden Lebensweise angepaßt sind und nur flüssige Nahrung aufnehmen. Die meisten aber sind Fresser.

Die Art der Nahrungsaufnahme hängt von der Beschaffenheit der Oberfläche des Zellkörpers ab. Bei den nackten Protozoën fehlt eine gesonderte feste Zellmembran; die Begrenzung des Körpers wird durch ein hüllenloses, zäheres Ektoplasma gebildet, welches das weiche Entoplasma rings umgibt. Bei ihnen ist jeder Teil der gesamten Oberfläche zur Aufnahme fester Nahrungsteilchen geeignet, und die unverdaulichen Stoffe können ebenso an jeder Stelle aus dem Körper ausgestoßen werden. Wo aber der Körper des Protozoons von einer festeren Hüllmembran, einer Pellikula, umgeben ist, da kann feste Nahrung nur an solchen Stellen eingeführt werden, wo diese Hülle ein Loch hat, wo also die Oberfläche wie bei der vorigen Abteilung beschaffen ist, ebenso wie auch die unverdauten Reste nur an einer ähnlich beschaffenen Stelle nach außen befördert werden können. Wir haben hier also an der Einzelzelle geradezu einen Mund und einen After, wie bei den mit besonderem Darm versehenen vielzelligen Tieren; diese Einrichtungen heißen Zellmund (Cytostoma) und Zellafter (Cytopyge).

Die Nahrungsaufnahme bei den nackten Protozoën läßt sich sehr schön an einer Amöbe beobachten. Die mit Hilfe ihrer lappenförmigen Scheinfüßchen fließend sich bewegende Amöbe umschließt dabei alle möglichen Fremdkörperchen, die auf ihrem Wege liegen (Abb. 163): es werden ebensogut kleine Algen und Bakterienhäufchen aufgenommen wie etwa Quarzkörnchen und Farbstoffteilchen, die man im Wasser verteilt hat. Umständlicher ist die Aufnahme größerer Nahrungsteilchen, etwa von Algenfäden; unsere

untenstehende Abbildung 164 zeigt, wie durch immer erneute Gestaltveränderungen, unter Aussendung und Wiedereinziehung von Scheinfüßchen, die Amöbe dergleichen Gebilde in ihren Körper hereinzieht. In ähnlicher Weise wird die Nahrung von allen amöboid beweglichen Protozoën aufgenommen, also auch von manchen Geißeltierchen.

Bei den Foraminiferen und den Sonnentierchen, wo feine Protoplasmastrahlen nach allen Richtungen vom Körper ausgehen, liegt diesen die Nahrungsaufnahme ob. Sobald solch ein Pseudopodium mit einem Nahrungskörper in Berührung kommt, strömt sein Protoplasma nach dieser Stelle zusammen, und die benachbarten Strahlen neigen sich herzu und helfen die Beute ganz in Plasma einhüllen. Unter Verkürzung der Strahlen kann die Nahrung dann in den Körper einbezogen werden; wo aber eine nur von engen Öffnungen durchsetzte harte Schale dies hindert, wie bei vielen schalentragenden Foraminiferen, da kann die Verdauung auch außerhalb des eigentlichen Zellkörpers stattfinden, in der kleinen Protoplasmamasse, die sich um den Nahrungsbrocken angesammelt hat. Die Sonnentierchen nähren sich nur von tierischer Beute, meist von Wimperinfusorien, die beim Berühren der Protoplasmastrahlen daran festkleben und sehr schnell bewegungslos werden, wahrscheinlich gelähmt durch einen Giftstoff, der hier ausgeschieden wird.

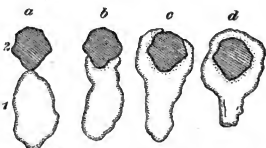


Abb. 163. Vier aufeinanderfolgende Zustände einer Amoebe (1), die ein Nahrungsteilchen (2) aufnimmt. Nach Rhumbler.

Diejenigen Geißelinfusorien, bei denen eine Körperpellikula ausgebildet ist, besitzen, soweit sie Fresser sind wie die Mehrzahl der Monadinen, einen Zellmund, der gewöhnlich an der Basis der Geißel, zuweilen in einer kleinen Vertiefung liegt. Durch den Schlag der Geißel werden Nahrungsteilchen gegen diese Stelle geschleudert und gelangen dort entweder in ein oberflächlich gelegenes Bläschen, die Mundvakuole, oder direkt in das Protoplasma.

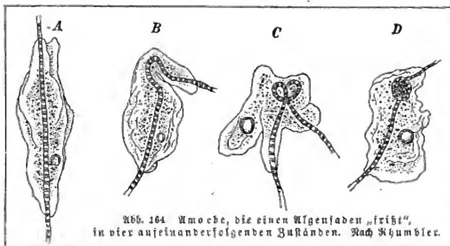
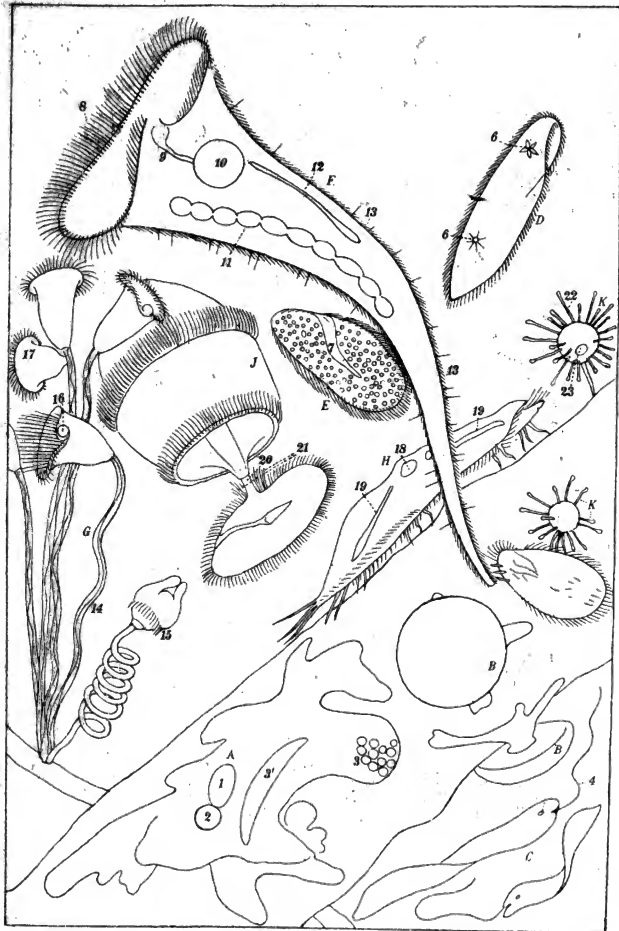


Abb. 164 Amoebe, die einen Algenfaden „frißt", in vier aufeinanderfolgenden Zuständen. Nach Rhumbler.

Am mannigfaltigsten sind die Ernährungsverhältnisse bei den Wimperinfusorien. Sie nehmen ihre Nahrung sowohl aus dem Pflanzenreich wie aus dem Tierreich. Von Pflanzen werden fast alle einzelligen Pflanzen und Algen von ihnen gefressen; die Fleischnahrung bilden Geißeltierchen, andre Wimperinfusorien und vielfach auch vielzellige Tiere wie kleine Rädertierchen und Würmer, kleine Krebschen, Krebslarven und Schneckenlarven. Die Wimperinfusorien sind unersättliche Fresser; bei Tag und Nacht sind sie auf der Nahrungssuche und wachsen dementsprechend erstaunlich schnell. Bei gewöhnlicher Zimmertemperatur (17—20° C) teilt sich das Pantoffeltierchen (Paramaecium caudatum Ehrbg.) binnen 24 Stunden zweimal, hat also in 12 Stunden sein Volumen etwa verdoppelt. Andere wachsen unter den gleichen Bedingungen noch schneller: Stylonychia pustulata Ehrbg.

Zu Tafel VII: Protozoen unseres Süßwassers. *A* **Amoeba proteus Pall.**, *1* Kern, *2* kontraktile Vakuole, *3* Aufnahme von Nahrung (einem Haufen kleiner Algen), *3'* Nahrung im Endoplasma. *B* **Arcella vulgaris Ehrbg.** *C* **Euglena oxyuris Schmarda**, ein Geißeltierchen, *4* Geißel, *5* „Augenfleck", Stigma. *D* **Paramaecium aurelia O. F. Müll.**, *6* vordere und hintere kontraktile Vakuole, mit den strahlenförmigen zuführenden Vakuolen. *E* **Paramaecium bursaria Ehrbg.**, mit Zoochlorellen erfüllt, *7* Schlund. *F* **Stentor coeruleus Ehrbg.**, *8* adorale Wimperzone, *9* Schlund, *10* Nahrungsvakuole, *11* rosenkranzförmiger Großkern, *12* zuführender Kanal der kontraktilen Vakuole, *13* starre Sinnesborsten zwischen den Wimpern. *G* Gruppe von Glockentierchen,



Vorticella nebulifera Ehrbg., *14* Myonema des Stiels, *15* hinterer Wimperkranz vor dem Ausschwärmen eines Individuums, *16* kontraktile Vakuole, *17* durch Längsteilung entstandenes Individuum. *H* **Stylonychia mytilus O. F. Müll.**, an einer Wurzel „laufend", *18* kontraktile Vakuole mit zwei zuleitenden Vakuolen *19*. *I* **Didinium nasutum St.**, ein **Paramaecium** anfallend, *20* aus dem Munde vorgeschleuderter Protoplasmastrang, *21* die von dem **Paramaecium** zur Verteidigung ausgeschleuderten Trichocysten. *K* Ein Sauginfusor, **Podophrya fixa Ehrbg.**, *22* Saugröhrchen, *23* Kern; das untere Individuum hat ein Wimperinfusor erbeutet und saugt es aus. — Vergrößerung 250fach.



Protozoën unseres Süßwassers.

teilt sich dreimal, Glaucoma sogar fünfmal in derselben Zeit; ja mit steigender Temperatur nimmt die Wachstumsgeschwindigkeit für manche Tiere noch zu: Leucophrys patula Ehrbg. zweiteilt sich bei 23—26° C sogar siebenmal in 24 Stunden, so daß aus einem Individuum in dieser Zeit 128 werden. Diese Zahlen zeigen, welch riesige Nahrungsmassen im Verhältnis zu ihrer Größe diese Zwerge vertilgen.

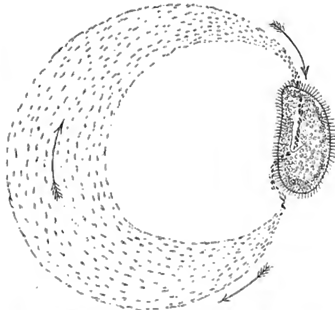


Abb. 165. Pantoffeltierchen (Paramaecium bursaria Ehrbg.), einen Strudel erzeugend. Nach Maupas.

Da bei allen Wimperinfusorien der Körper von einer Pellikula überzogen ist, finden wir überall — mit Ausnahme weniger Parasiten wie Opalina, die nur flüssige Nahrung aufnehmen — einen vorgebildeten Zellmund. Um die Beute an dieser Stelle in den Körper einzuführen, sind Hilfsapparate wechselnder Art in der Umgebung des Mundes angebracht; von der Beschaffenheit dieser Einrichtungen wird die Art der Nahrungsaufnahme bestimmt.

Die Einrichtungen sind von zweierlei Art. Entweder ist die Mundöffnung und der daran ansetzende Schlund im Grunde einer muldenförmigen Vertiefung der Oberfläche, einer Peristomeinsenkung, gelegen, z. B. bei Paramaecium bursaria Ehrbg. (Tafel 7), und es sind in der Nachbarschaft Vorrichtungen angebracht, die einen Wasserstrom in den Grund der Einsenkung hineintreiben. Solche Vorrichtungen sind entweder Wimpern, die stärker ausgebildet sind als die Wimpern der übrigen Körperoberfläche und häufig in Form einer Spirale das Peristom umgeben (vgl. Stentor auf Tafel 7), oder es sind Wimperplättchen oder Membranellen, die durch Verschmelzung einer Anzahl benachbarter Wimpern gebildet sind; oder endlich sind es undulierende Membranen. Mit dem schwächeren oder stärkeren Wasserstrom, den die Bewegung dieser Gebilde erzeugt (Abb. 165), wird eine Menge kleinerer oder größerer Nahrungskörperchen in die Peristomeinsenkung hineingetrieben; in dem Schlundrohr jedoch, das im Grunde des Peristoms ansetzt, ist das Wasser unbewegt, und hier sammeln sich die festen Teilchen an, wie bei einem schnell fließenden Wasser Holzstückchen in einer stillen Bucht sich anhäufen. Von da gelangen sie in die am Grunde des Schlundes gebildete Mundvakuole. Dabei werden natürlich auch unverdauliche Teilchen, wie etwa im Wasser verteilte Farbstoffkörnchen, mit aufgenommen. Die so ausgerüsteten Wimperinfusorien wollen wir Strudler nennen.

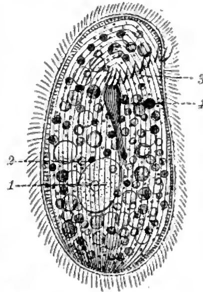


Abb. 166. Nassula elegans Ehrbg. 1 Großkern, 2 Kleinkern, 3 adorale Wimperzone, 4 Reusenapparat. Nach Schewiakoff.

Dem gegenüber ist bei anderen die Bewimperung von nebensächlicher Bedeutung für die Nahrungsaufnahme. Die Mundöffnung ist hier von beweglichen Lippen umgeben,

die aktiv die Nahrung ergreifen. Häufig ist, wie bei Nassula (Abb. 166), durch Bewaffnung der anschließenden Schlundwand mit reusenartig angeordneten Verdickungen die Wirksamkeit dieses Packapparates erhöht. Manche besitzen sogar besondere Geschosse, die in der Umgebung des Mundes angehäuft sind, die sogenannten Trichocysten, die sie herausschleudern können, um damit ihre Beute zu betäuben. Wir bezeichnen diese Formen als Packer.

Den verschiedenen Einrichtungen entspricht nun im allgemeinen auch eine verschiedene Nahrungsauswahl bei Strudlern und Packern. Reine Pflanzenfresser treffen wir hauptsächlich unter den Strudlern, und nur kleine Packer sind daher zu zählen. Meist sind es träge Tiere, die sich langsam bewegen und auf einem engen Bezirk so lange verweilen, bis der Nahrungsvorrat dort erschöpft ist. Viele von ihnen sind für gewöhnlich festsitzend, wie die Glockentierchen (Vorticella, Taf. 7) und lösen sich nur dann von ihrer Unterlage los, wenn Nahrungsmangel eine Ortsveränderung wünschenswert macht. Von den Packern gehört die schon erwähnte Gattung Glaucoma hierher.

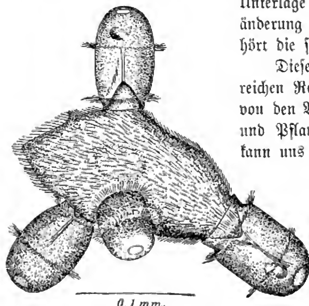


Abb. 167. Großes Paramaecium, von vier Didinium angegriffen.
Es wird dabei meist in Stücke gerissen; seltner zwingt ein Didinium die anderen, loszulassen, und verschlingt das Ganze. Nach S. O. Mast.

Diese pflanzenfressenden Formen sind die erfolgreichen Reiniger der fauligen Gewässer; sie nähren sich von den Bakterien, die dort auf den Resten von Tieren und Pflanzen üppig gedeihen. Ein einfacher Versuch kann uns darüber belehren: setzen wir in einen Wassertropfen, der von der Fülle der Bakterien milchig weiß aussieht, einige Pantoffeltierchen (Paramaecium) und verhindern das Austrocknen, so ist nach einigen Stunden der Tropfen rein wie Quellwasser, und die Paramäcien sind gewachsen und haben sich vermehrt.

Manche Strudler, deren Wimperapparat kräftiger entwickelt ist, vermögen auch lebende Beute neben pflanzlichen Nährstoffen einzustrudeln: sie sind omnivor. Dahin gehören die Trompetentierchen (Stentor) und viele andre, und ihnen gleicht in bezug auf die Zusammensetzung der Nahrung eine Anzahl Packer mit stärkeren Lippen und mit Reuseneinrichtungen im Schlund, wie Nassula (Abb. 166).

Die stärkeren Packer aber sind ausschließlich Fleischfresser. Sie greifen die lebende Beute, oft auch stärkere Tiere, an und bewältigen sie. Der kleine Coleps hirtus Ehrbg. wird mit seiner starken Mundbewaffnung selbst der sechzehnmal größeren Paramäcien Herr, besonders wenn sie etwas ausgehungert sind. Dileptus greift einen kleinen Ringelwurm unserer Gewässer, Chaetogaster, an und vermag ihn zum Absterben zu bringen. Didinium nasutum St. (Taf. 7 u. Abb. 167), um noch ein Beispiel anzuführen, schießt gegen seine Beute aus der Mundöffnung einen Plasmastrang von besonderer Beschaffenheit, den sogenannten mittleren Strang, hervor, der auf den Körper anderer Wimperinfusorien ätzend und giftig wirkt: dieser bohrt sich in das Beutetier, etwa ein Paramäcium, ein, tötet es und dient zugleich dazu, es in die sehr dehnbare Mundöffnung hineinzuziehen; erst wenn die Beute größtenteils verdaut ist, was nach 2—3 Minuten geschehen ist, kehrt der Strang in seine Lage im Zellschlund zurück. — Wenn man in Zuchtgläsern In-

fusorien zur Untersuchung hält, so treten zuerst Pflanzenfresser auf; ihnen folgen dann bald die Fleischfresser, und wenn sie mit der vorhandenen Beute aufgeräumt haben, umgeben sie sich mit einer starren Hülle, sie kapseln sich ein und können ohne Nahrung längere Zeit im Scheintod liegen, bis inzwischen meist bessere Ernährungsverhältnisse eingetreten sind und sie wieder Beute finden.

Eine besondere Art, ihre Nahrung aufzunehmen, haben die meist festsitzenden Sauginfusorien, wie Acineta (Tafel 7) u. a. Sie ernähren sich ausschließlich von lebender Beute, meist von Wimperinfusorien. Von ihrem Körper geht eine Anzahl röhrenförmiger Greif- und Saugtentakel aus, die aus hellem Protoplasma bestehen und offen endigen. Wenn ein vorbeistreichendes Infusor an den klebrigen Enden dieser Tentakel haften bleibt, so wird es durch ein giftiges Sekret des Acinetenkörpers schnell starr, und durch die Saugröhrchen wird sein Protoplasma in den Körper des Räubers eingesogen.

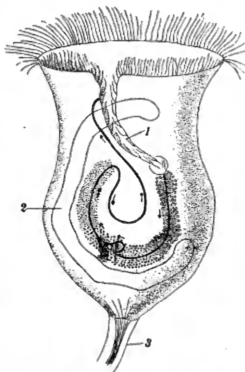


Abb. 168. Schema des Wegs der aufgenommenen Nahrung bei einem Carchesium (vgl. Abb. 12).
Die durch den Zellschlund (1) ins Protoplasma gelangende Nahrung wird abwärts geführt (○ ○ ○), bleibt auf der mit + + + bezeichneten Strecke eine Zeit lang in Ruhe, zerfällt dann · · · und wird im Zellinnern aufgelöst; die unverdauten Reste werden nahe dem Zellmund nach außen befördert; 2 Kern, 3 Stiel mit Myonem.
Nach Greenwood.

Es ist interessant, zu sehen, daß sich bei Tieren auf so niedriger Stufe doch schon eine genaue Auswahl der Nahrung findet. Man kennt unter den Protozoën eine Anzahl Spezialisten, die sich stets an die gleiche Nahrung halten: Vampyrella spirogyrae Cienk., ein Wurzelfüßler, saugt nur die Zellen der Alge Spirogyra aus; unter den Geißeltierchen frißt Bodo caudatus St. nur Chlamydomonas, ein andres Geißelinfusor, und Multicilia hält sich an Chlamydomonas und Pandorina, auch wenn ihr Wohnort von andren Geißelinfusorien wie Euglena, Trachelomonas u. dgl. wimmelt.

Die weiteren Schicksale der aufgenommenen Nahrungsbrocken sind bei allen Protozoën etwa die gleichen. Entweder gelangen die Nahrungskörper von vornherein in ein Flüssigkeitsbläschen, eine Mundvakuole, die sich dann von Zeit zu Zeit loslöst und in den Körper hineinwandert, wie bei manchen Geißeltierchen und den Strudlern unter den Wimperinfusorien (siehe bei Stentor, Tafel 7), oder es bildet sich eine besondre Nahrungsvakuole um das aufgenommene Nahrungsteilchen. Wenn man Protozoën mit blauen Lackmuskörnchen füttert, so verfärben sich diese meist in der Vakuole und werden rot, ein Zeichen, daß in der Vakuolenflüssigkeit eine Säure vorhanden ist. Diese muß von dem umgebenden Protoplasma dahinein abgesondert sein; das Protoplasma selbst reagiert, wie alle lebende Substanz, alkalisch. Die saure Reaktion währt einige Zeit, bei der Amöbe z. B. 20 Minuten. Die Säure dient zum Töten der aufgenommenen Nahrung; Versuche an Amöben haben gezeigt, daß der Extrakt des Tieres lebende Bakterien nicht zu verdauen vermag, wohl aber abgetötete. Erst dann setzt die Verdauung ein, indem sich nach Aufhören der sauren Reaktion ein tryptisches Ferment in die Vakuole ergießt. Hier geht nun die Auflösung der verdaulichen Bestandteile vor sich, und diese werden aufgesaugt, während die unverdaulichen Reste schließlich ausgestoßen werden. Währenddessen wird die Nahrungsvakuole durch eine Protoplasmaströmung fortgeführt und zir-

kuliert durch den Körper, um dann nach beendigter Verdauung nach außen entleert zu werden (Abb. 168). Bei den mit einer Pellikula ausgestatteten Formen geschieht dies an der vorgebildeten Afterstelle.

Von hohem Interesse ist es, daß bei den Protozoën, nach den bisherigen Untersuchungen, fast nur Eiweißstoffe verdaut werden, die Urnahrung, die alle zum Leben nötigen Substanzen enthält; Fett wird gar nicht resorbiert; dagegen ist in einzelnen Fällen beobachtet worden, daß Stärkekörner etwas anverdaut waren, korrodiert, wie die Stärkekörner in keimenden Samen.

4. Die Ernährung der Metazoën.

a) Allgemeine Betrachtungen.

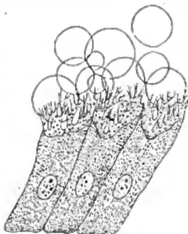
Die vielzelligen Tiere, die Metazoën, unterscheiden sich von Protozoënkolonien besonders dadurch, daß bei ihnen zwischen den Zellen des Verbandes eine Arbeitsteilung und damit auch eine Verschiedenheit im Aussehen eingetreten ist, während hier alle Einzelzellen sowohl der Gestalt nach wie auch in ihren Verrichtungen einander gleichen. So wird denn auch die Nahrungsaufnahme und Verdauung bei den Vielzelligen charakterisiert durch die Bildung besonderer Organe, denen diese Verrichtungen obliegen.

Bei vielen Tieren spiegelt sich der Schritt von der Protozoënkolonie zum Metazoon, den ihre Ahnen vor unendlich langer Zeit machten, noch jetzt in der Entwicklung wieder. Bei der Blastulalarve, die eine Hohlkugel mit einer einschichtigen Wandung von geißeltragenden Zellen darstellt, sind oft noch alle Zellen gleichgestaltet und stehen im gleichen Verhältnis zur Gesamtheit; mit dem Übergang zur Gastrula, der doppelwandigen becherförmigen Larve, wird die Arbeit für die Erhaltung des Individuums so zwischen den zwei Zellagen geteilt, daß die äußere Schicht, das Ektoderm, die motorischen und nervösen Verrichtungen übernimmt, während die innere Lage, das Entoderm, in den ausschließlichen Dienst der Ernährung tritt (Abb. 53, S. 88). Dies frühzeitige Auftreten besonderer ernährender Zellen entspricht ganz der hohen Bedeutung, die der Ernährung für den Organismus zukommt.

Trotz dieser Spezialisierung bleibt den ernährenden Zellen immerhin noch eine Vielheit von Verrichtungen zugeteilt. In der Stufenreihe der Tiere sind daher auch zwischen ihnen wieder mannigfache Arbeitsteilungen eingetreten, und schließlich kommt es zu einer außerordentlich weitgehenden Anpassung einzelner Zellbezirke an besondere, einfache Aufgaben. Die verschiedenen Einrichtungen, die dabei entstehen, lassen sich am leichtesten überblicken, wenn wir sie nach der Stufe der Arbeitsteilung anordnen, die unter den Zellen des Ernährungsapparates Platz greift.

Die Gastrula mit ihren zwei Primitivorganen, der ektodermalen Körperhülle und dem entodermalen Darm, ist das Urbild eines Metazoons. So bleiben denn auch die einfachsten Metazoën fast ganz auf der Stufe einer Gastrula stehen. Der Darm steht nur durch eine einzige Öffnung, die zugleich als Mund und als After dient, mit der Außenwelt in Verbindung. Der Darmraum bewahrt in manchen Fällen seine ursprüngliche Einfachheit und stellt einen einheitlichen Sack dar; wenn er aber bei anderen auch durch einspringende Scheidewände oder durch Aussackungen eine kompliziertere Gestalt annimmt, so sind doch die Zellen, die ihn auskleiden, im allgemeinen von gleicher Beschaffenheit in den verschiedenen Abschnitten. Die Art und Weise der Nahrungsverarbeitung durch die Zellen bleibt bei den einfach organisierten Tieren, die hierher gehören,

noch ganz die gleiche wie bei den Protozoën: die Nahrungsteilchen werden in das Protoplasma der Zelle aufgenommen; dort werden ihre verwertbaren Bestandteile aufgelöst und resorbiert, die unverdaulichen Reste werden aus der Zelle wieder in den Darmraum ausgestoßen und durch den Mund entleert. Die Aufnahme der Nahrungsstoffe geschieht gewöhnlich in der Weise wie bei den Amöben: das hüllenlose Plasma der Darmzelle sendet Fortsätze aus, wie es die nebenstehende Abbildung 169 von den Darmzellen des Leberegels (Distomum hepaticum L.) zeigt; die Fortsätze umfließen das Futterteilchen, und indem sie sich wieder zurückziehen, führen sie es in die Zelle ein. Durch Verschmelzen der benachbarten freien Zellenenden werden in solchen Fällen häufig die Zellgrenzen undeutlich. Nur bei den Schwämmen, die auch sonst eine Sonderstellung einnehmen, entspricht die Nahrungsaufnahme derjenigen, wie wir sie bei vielen Geißeltierchen kennen lernten: es wird das Nahrungsteilchen durch den Schlag der Geißel gegen das Zellplasma geschleudert und gelangt so in das Innere der Zelle. In beiden Fällen bildet sich im Plasma um das aufgenommene Körperchen eine Nahrungsvakuole und in diese ergießen sich die verdauenden Säfte. Man hat diese Tatsache meist so ermittelt, daß man Farbstoffkörnchen dem Futter der betreffenden Tiere beimischte oder in dem Wasser verteilte, in dem die Versuchstiere gehalten werden. Diese Körnchen kann man bei durchsichtigen Tieren auf ihrem Wege verfolgen, bei undurchsichtigen findet man sie nach dem Zerzupfen in den Darmzellen. Die Anwesenheit von Fermenten in den Darmzellen ist mit Sicherheit nachgewiesen; man kann solche aus der Darmschleimhaut extrahieren. Bei den Aktinien hat Mesnil in der aus den Darmzellen ausgezogenen Flüssigkeit sogar vier verschiedene Fermente nebeneinander nachweisen können, ein eiweißlösendes, ein zuckerbildendes, ein fettverseifendes und ein Lab-Ferment.


Abb. 169.
Darmzellen des Leberegels bei der Nahrungsaufnahme. Nach Sommer.

Die Tatsache, daß bei den niedersten Metazoën die Verdauung der Nahrung eine intrazellulare ist, hat durchaus nichts Überraschendes für den, der die Tierwelt vom Standpunkte der Abstammungslehre betrachtet. Sie steht in vollkommener Übereinstimmung mit der Annahme, daß die Metazoën von Protozoënkolonien ihren Ursprung genommen haben; von diesen haben sie auch die Art der Nahrungsverarbeitung als Erbstück übernommen. Ja bei den oben erwähnten Fütterungsversuchen mit Farbkörnchen hat es sich sogar ergeben, daß bei einzelnen Tieren auch manche Ektodermzellen die Fähigkeit behalten haben, Fremdkörper aus dem umgebenden Wasser aufzunehmen. Am auffälligsten ist diese Erscheinung bei den Larven der lebendig gebärenden Aktinie Bunodes sabelloides Andr., die mittels sehr kurzer Pseudopodien Karminkörnchen in ihre Ektodermzellen einziehen, und zwar um so zahlreichere, je jünger sie sind. Ebenso sind die Epithelien der Tentakelspitzen von Actinia equina L. imstande, solche Körnchen zu „fressen“. Bei dem Hydroidpolypen Plumularia sind an einzelnen Teilen, den sogenannten Nematokalyces, die Ektodermzellen mit der gleichen Fähigkeit in hohem Maße ausgestattet; wenn beim längeren Halten der Plumularia im Aquarium die Polypenköpfchen absterben, werden sie von den Nematokalyces förmlich aufgefressen, und zwar nur durch die Tätigkeit des ektodermalen Epithels; denn eine Mundöffnung existiert an diesen Gebilden nicht. Es bleiben dann die Weichteile des Stammes und die

Nematokalyces am Leben und können beim Eintritt günstigerer Bedingungen wieder Polypenköpfchen bilden.

Die Entdeckung der intrazellularen Verdauung im Darm von Metazoën, die um die siebziger Jahre des vorigen Jahrhunderts hauptsächlich durch die Untersuchungen des vorzüglichen russischen Gelehrten Metschnikoff begründet wurde, kam der wissenschaftlichen Welt überraschend. Die Neigung, bei der Beurteilung der Tierwelt die Verhältnisse, die wir beim Menschen finden, zugrunde zu legen, diese so natürliche, aber auch so unselige, erkenntnishemmende Neigung war damals noch viel mehr festgewurzelt als heute, und wir haben sie noch keineswegs ganz überwunden, trotzdem wir uns bewußt sind, welche Gefahr der Irreführung darin gelegen ist.

So einfach gebaute Verdauungsorgane, bei denen die Nahrungsstoffe intrazellular verdaut werden und für Aus- und Einfuhr nur eine Darmöffnung vorhanden ist, finden wir nur bei Angehörigen der beiden niedersten Tierkreise, den Cölenteraten und den Plattwürmern. Die Schwämme, die wir dem Gebrauche gemäß den Cölenteraten angliedern, nehmen auch hier eine Sonderstellung ein durch den Besitz einer Ausfuhröffnung, und von den Plattwürmern zählen diejenigen nicht hierher, bei denen eine für die Defäkation bestimmte zweite Darmöffnung vorhanden ist, die Schnurwürmer (Nemertinen) und die Rädertiere. Intrazellulare Verdauung ist außerdem noch in den Mitteldarmblindsäcken, der sogenannten Leber der Schnecken beobachtet worden, und zwar nur für Eiweißsubstanzen, während Stärke und Fett, nachdem die Fermenteinwirkung im Hohlraum des Darmes sie umgewandelt hat, in gelöstem Zustande zur Aufnahme kommen. Ob auch sonst noch bei höheren Tieren eine intrazellulare Verdauung im Darmepithel vorkommt, ist nicht bekannt; jedenfalls läßt es sich nicht von vornherein ausschließen. Die Annahme aber, die eine Zeitlang viel Beifall fand, daß selbst bei den Wirbeltieren eine intrazellulare Aufnahme wenigstens von Fett stattfinde, indem die Darmzellen dasselbe mittels Pseudopodien umflössen, hat mehr und mehr an Anhängern verloren; wir halten sie für höchst unwahrscheinlich.

Eine höhere Stufe in der Bildung des Darmes wird durch einen Fortschritt nach zwei Richtungen erreicht: durch das Aufhören der intrazellularen Nahrungsaufnahme und durch das Entstehen einer Afteröffnung.

Die intrazellulare Verdauung ist natürlich nur möglich, wenn die Darmzelle mit dem Nahrungsstoffe in unmittelbare Berührung kommt. Ferner muß die Nahrung entweder schon in Form winziger Partikelchen in den Darm gelangen, oder die Zellen müssen von größeren Stücken geradezu abbeißen. Die Neuerwerbung nun besteht darin, daß das Verdauungssekret der Darmzelle in den Darmraum hinein abgeschieden, sezerniert wird; dort wirken die darin enthaltenen Fermente lösend auf die verschiedenen Nahrungsmittel ein, und nur die gelösten Stoffe gelangen an die Oberfläche der Zelle und werden resorbiert. Damit werden die Leistungen, die den Zellen zugemutet werden, weit weniger vielseitig und können von ihnen gründlicher ausgeführt werden. Es ist auch nicht mehr notwendig, daß die aufgenommenen Nahrungsstoffe in engsten Kontakt mit den Darmzellen kommen: der chemische Aufschluß derselben geschieht eben, soweit der sezernierte Darmsaft sie durchdringt. Die Zellen selbst können fortwährend ihrer sezernierenden und resorbierenden Tätigkeit obliegen, ohne daß diese jeweils unterbrochen wird durch die Notwendigkeit, unverdauliche Reste wieder nach außen zu befördern. Schließlich ist damit der weitere Vorteil verbunden, daß Verletzungen der Zellen durch scharfe Ränder und Kanten aufgenommener Nahrungsteilchen ganz hinwegfallen. Die Zellen sind jetzt nicht

mehr nackt gegen den Darmraum zu, sondern besitzen auch dort eine Membran, die für die flüssigen Stoffe, die sie ja lediglich durchzulassen hat, passierbar ist; oft sind sie gegen Verletzungen durch einen dickeren Grenzsaum geschützt, der aus dichtstehenden, feinen Stäbchen von fester Beschaffenheit besteht und zwischen diesen die flüssigen Stoffe durchläßt.

Durch die Bildung der Afteröffnung an dem dem Munde entgegengesetzten Ende des Darmes wird der Mund entlastet: er dient jetzt lediglich der Nahrungsaufnahme; die Ausstoßung der unverdauten Stoffe geschieht durch den After und unterbricht nicht mehr in gewissen Zwischenräumen die Nahrungsaufnahme. Die Zufuhr findet kein Hindernis mehr durch die zeitweilige Notwendigkeit der Ausfuhr, die jetzt ihre eigenen Bahnen hat. Es ist ein richtiger Darmkanal geschaffen, durch den sich ein langsamer Strom von Nahrungsstoffen in stets gleicher Richtung hinzieht; die Bewegung dieser Stoffe im Darmkanal geschieht durch die wellenförmig fortschreitenden, peristaltischen Zusammenziehungen der Darmmuskulatur. Damit ist zugleich die Grundlage für einen weiteren Fortschritt gegeben: bei günstigen Nahrungsverhältnissen können größere Nahrungsvorräte in den zu diesem Behufe oft erweiterten vorderen Abschnitten des Darmes aufgenommen werden, ohne daß diese Massen den verbrauchten, unverdaulichen Stoffen den Ausweg versperrten.

In allen Tierklassen mit Ausnahme der Cölenteraten und Plattwürmer und außerdem bei den Schnurwürmern und Rädertieren unter den Plattwürmern sind diese beiden Fortschritte gemeinsam verwirklicht. Zwar finden wir bei manchen Cölenteraten, z. B. gewissen Quallen (Rhizostoma) und bei einigen Plattwürmern aus der Abteilung der meerbewohnenden Polykladen außer der Hauptöffnung des Darmes noch andere, oft sehr zahlreiche kleinere Öffnungen, die auch in manchen Fällen sicher zur Ausstoßung unverdaulicher Stoffe benutzt werden. Auf eine solche Bildung ist offenbar auch die Entstehung des Afters zurückzuführen. Aber das sind nur unvollkommene Anfänge; ein allgemeiner Besitz ist der After bei jenen Formen nirgends. Wenn jedoch in der Verwandtschaft der Tiergruppen, die einen After besitzen, hie und da diese Bildung ganz, wie bei den Schlangensternen unter den Stachelhäutern, oder zeitweise, wie bei Bienenlarven und dem Ameisenlöwen, fehlt, so ist das nicht ein Stehenbleiben auf ursprünglicherer Entwicklungsstufe, sondern eine Rückbildung, deren Nachteile durch irgendwelche anderen Vorteile ausgeglichen werden.

Allerdings ist die Ausnutzung der brauchbaren Bestandteile des Futters bei intrazellularer Ernährung eine gründlichere; was in die Zelle gelangen kann, wird aufgelöst, soweit es löslich ist. Aber die Reihe der dazu brauchbaren Stoffe ist eben eine beschränkte: nur winzige Zerfallsprodukte von pflanzlichen und tierischen Stoffen oder kleinste Organismen und unter günstigen Umständen die leichter angreifbaren Körperteile größerer Tiere waren für die Aufnahme geeignet. Teile höherer Pflanzen, Blätter und vor allem die an Eiweiß und Stärkemehl so reichen Samen waren davon ganz ausgeschlossen. Bei der neuen Art der Verdauung ist die Zahl der möglichen Nahrungsstoffe viel größer, wird aber die Ausnützung der Nahrung vermindert, so wird das auf der anderen Seite gut gemacht durch die viel reichlichere Nahrungsaufnahme, die jetzt möglich ist.

Die geschilderten Verhältnisse bilden nun die Grundlage für weitere Fortschritte. Ein sehr gewichtiges Moment für die gründlichere Ausnützung der Nahrung ist es, daß zu der chemischen die mechanische Erschließung des Futters hinzukommt. Bei den Cölenteraten und den meisten Plattwürmern fehlen jegliche Kauwerkzeuge; nur bei den Rädertierchen sind gegeneinander wirkende „Kiefer“ vorhanden. Bei den Würmern und

Stachelhäutern treten solche auf, bei den Weichtieren, den Gliederfüßlern und den Wirbeltieren gelangen sie zu immer höherer Vollkommenheit. Es sind meist Werkzeuge, die sich vom Ektoderm ableiten wie Kiefer, Zähne und Kaumägen, und die sinngemäß in den Anfangsteilen des Darmrohres vor dem Munde oder im Vorderdarm angebracht sind — nur bei den Vögeln ist durch besondere Einrichtungen ein Teil des entodermalen Darmrohres zum Kaumagen umgestaltet. Wir haben es hier also mit akzessorischen Organen des Verdauungsapparates zu tun, die in den einzelnen Tierkreisen unabhängig erworben und daher jedesmal wieder nach einem anderen Plane gebaut sind. Wir werden sie erst bei den folgenden speziellen Betrachtungen näher beschreiben.

Aber auch innerhalb des entodermalen Darmrohres treten Differenzierungen ein, die dessen Leistungsfähigkeit erhöhen. Sie gründen sich wiederum auf Arbeitsteilung unter den Entodermzellen. Im ursprünglichen Falle sind alle Zellen der Darmwand gleich beschaffen und, soweit sie nicht wie bei den parasitischen im Darm ihrer Wirtstiere im Nahrungssaft lebenden Spulwürmern schon vorbereitete Stoffe nur aufzusaugen brauchen, muß aus dieser Gleichheit gefolgert werden, daß jede sowohl sezernierend als resorbierend tätig ist. Solch völliger Gleichheit der entodermalen Zellen begegnen wir unter anderen mit Sicherheit bei manchen Stachelhäutern, den Egeln und einigen niederen Borstenwürmern (z. B. Polygordius). In anderen Fällen treten verschiedene Arten von Zellen gemischt auf. Dann läßt es sich freilich ohne nähere Untersuchung nicht mit Sicherheit behaupten, daß die einen fermentbildend, die anderen resorbierend tätig seien. Manchmal ist vielmehr die zweite Art von Zellen mit großer Wahrscheinlichkeit als Schleimzellen anzusprechen; sie scheiden ein Sekret ab, das mit der Verdauung als solcher wenig oder gar nichts zu tun hat, dem aber trotzdem eine wichtige Wirkung zukommt: der Schleim hüllt die Nahrungsmassen in eine weiche, glatte Hülle, erleichtert damit ihre Bewegung im Darmrohr und verhindert eine Verletzung des Darmepithels durch scharfe Ecken und Kanten der Nahrungsteilchen. Dabei behalten die Zellen der ersten Art doch die Funktionen der Fermentausscheidung und Resorption nebeneinander; eine Arbeitsteilung in dieser Hinsicht ist noch nicht eingetreten. Solche Verhältnisse dürften etwa im Darm der Regenwürmer vorliegen.

Wenn aber die beiden Funktionen der Entodermzellen, die wir bisher in den gleichen Zellen vereinigt sahen, auf verschiedene Zellindividuen verteilt werden, so ist damit ein weiterer Fortschritt gegeben. Denn wie bei aller Arbeitsteilung wird auch hier die Fähigkeit der Zelle für eine Verrichtung vollkommener werden, wenn sie dieser allein obliegt und nebenbei nichts weiter zu besorgen hat. So finden wir z. B. in den Mitteldarmsäcken der Schnecken fermentbildende und resorbierende Zellen nebeneinander; bei Tieren, die längere Zeit gehungert haben, sind die ersten mit großen Vorräten von Sekretstoff erfüllt, die man nach Fütterung der Tiere schnell abnehmen sieht.

Auf diesen Zustand, die Arbeitsteilung zwischen fermentbildenden und resorbierenden Zellen, gründet sich dann der weitere Fortschritt, der zu der höchsten Ausbildung des Verdauungssystems in der Tierreihe führt. Bisher standen die beiderlei wesentlichen Zellen des Darmepithels vermischt neben- und durcheinander, etwa wie die weißen und schwarzen Felder eines Schachbretts. Der Höhepunkt der Arbeitsteilung wird dort erreicht, wo auch eine räumliche Sonderung der zwei Zellarten eintritt. Anstatt des einheitlichen Darmrohres bilden sich verschiedene zusammenwirkende, aber getrennte Organe, deren Anordnung ihrer Aufgabe entspricht. Die fermentbildenden Organe, deren Epithel nur aus sezernierenden Zellen besteht, werden an den Anfang des Darmkanals verlegt, die

resorbierenden Abschnitte folgen auf sie: es ist daher die Nahrung, wenn sie zu ihnen kommt, schon von Fermenten durchsetzt und mindestens zum Teil in Lösung gebracht und resorptionsfähig gemacht.

Für die fermentabscheidenden Zellen ist es nun völlig unnötig, daß sie mit den aufgenommenen Nährstoffen in Berührung kommen; es genügt, wenn ihr Sekret dorthin abfließt, wo es sich der Nahrung beimischen und sie chemisch zersetzen kann. Anders mit den resorbierenden Zellen: sie müssen mit dem Speisebrei in unmittelbare Berührung kommen, damit sie seine aufsaugbaren Bestandteile in sich aufnehmen können. Diese Überlegung erklärt uns die verschiedene Anordnung der sezernierenden und resorbierenden Organe, die wir bei den höheren Tieren finden. Epithelbezirke, die der Abscheidung dienen, werden von ihrem Mutterboden, dem Darmrohr, abgetrennt: sie kommen in Aussackungen und Nebenräume zu liegen, die sich durch Ausstülpung bilden. So sind die Leber und die Bauchspeicheldrüse bei den Wirbeltieren Anhangsorgane des Darmkanals geworden, die nur noch durch ihre Ausführungsgänge mit dem eigentlichen Darm verbunden sind; wir würden vielleicht ihren engen morphologischen Zusammenhang mit diesem gar nicht kennen, wenn uns nicht die Entwicklung zeigte, daß sie sich beim Embryo aus Teilen der Darmwandung herausbilden, daß also dort der Mutterboden für sie zu suchen ist.

Das Vorhandensein gesonderter Verdauungsdrüsen, die mit der Resorption als solcher gar nichts zu tun haben, ist auf die Wirbeltiere mit ihren nächsten Verwandten, den Manteltieren, und auf die Tintenfische beschränkt. Wenn man früher gewisse Aussackungen des Darmes bei Weichtieren und Krebsen als Leber bezeichnet hat, so geschah dies ohne genaue Kenntnis ihrer Verrichtung. Die Annahme, daß es fermentbildende Drüsen seien, wurde nur durch den oberflächlichen Vergleich mit den Organisationsverhältnissen der Wirbeltiere nahegelegt. Neuere Forschungen aber haben den sicheren Beweis geliefert, daß diese Nebenräume des Darmes resorbierende sowohl wie sezernierende Zellen neben- und durcheinander enthalten, daß sie also keine reinen Drüsen sind, und daß die höchste Stufe der Arbeitsteilung hier nicht erreicht ist.

Der Übelstand, den die extrazellulare Verdauung gegenüber der intrazellularen mit sich brachte, nämlich die geringere Ausnutzung der von Fermenten durchsetzten Nahrungsstoffe, wird durch diese Einrichtungen um so vollständiger ausgeglichen, als in dem resorbierenden Abschnitt des Verdauungsapparates eine bedeutende Vermehrung der aufsaugenden Oberfläche durch oft große Verlängerung des eigentlichen Darmrohrs und durch Bildung von Zotten und Falten der Darmschleimhaut erreicht wird.

Damit ist die höchste Stufe der Leistungsfähigkeit des Darmkanals gegeben. Die Möglichkeit der Verarbeitung großer Nahrungsmengen ist mit gründlicher Ausnutzung derselben verbunden. Das bietet naturgemäß im Kampf ums Dasein einen nicht geringen Vorteil. Wenn zur Erreichung der gleichen Körpergröße bei so „zweckmäßiger" Einrichtung des Verdauungsapparates geringere Massen von Fraßstoffen nötig waren, so mußten in Zeiten des Mangels die so organisierten Tiere vor ihren weniger begünstigten Mitbewerbern einen Vorsprung haben. Andrerseits ist es nicht unwahrscheinlich, daß gerade durch diese vorzüglichen Ernährungseinrichtungen erst die Möglichkeit geboten wurde, jenes hohe Maß von Körpergröße zu erreichen, das wir fast nur bei den Wirbeltieren finden. Auch unter den Tintenfischen kommen einige Formen vor, die ebenfalls die übrige Schar der Wirbellosen an Größe gewaltig übertreffen, jene riesigen Pulpen, deren Leichname wir bisweilen an den Küsten der Meere gestrandet finden, während wie

von ihrem Leben so wenig wissen, daß wir nur vermuten können, sie seien mit den immer wieder hier und da gesehenen „großen Seeschlangen" identisch. Aber auch bei ihnen begegnet uns ja jene weitgehende Arbeitsteilung im Verdauungsapparat. Daß bedeutende Körpergröße ohne ausgiebige Ernährung nicht erreichbar ist, bedarf keines weiteren Beweises, und so läßt sich die Annahme wohl kaum zurückweisen, daß die hohe Entwicklung der Verdauungsorgane ihren beträchtlichen, wenn nicht den Hauptanteil an der Erreichung solcher Höchstleistungen hat.

Wir haben in kurzem Überblick die verschiedenen Stufen der fortschreitenden Arbeitsteilung oder, was gleichbedeutend ist, der zunehmenden Vervollkommnung des Verdauungsapparates nebeneinander gestellt. Es ist fast überflüssig, noch hinzuzufügen, daß wir nicht scharf voneinander gesonderte Typen haben, wie sie hier, der Darstellung wegen, herausgegriffen wurden, sondern daß mancherlei Übergänge von den niederen zu den höheren Bildungen führen. Die Einzelforschungen sind noch nicht überall so weit gediehen, daß wir in jedem Fall genau die Verrichtungen jedes Teiles des Darmes bei einem Tiere angeben könnten, und so läßt sich noch nicht für jede Form zweifellos entscheiden, ob sie in diese oder jene Gruppe oder zwischen zwei solche gehört. Das wird sich denn auch fühlbar machen, wenn wir im folgenden bei den einzelnen Tierklassen die Verdauung und ihre Organe näher betrachten.

Was die Aufnahme der Nahrung angeht, so lassen sich, abgesehen von denen, die schon gelöste Nahrung als Parasiten aus dem Darmsaft des Wirtstieres aufnehmen, bei den Metazoën ganz wie bei den Wimperinfusorien Strudler und Packer unterscheiden Benennungen, die keiner weiteren Erläuterung bedürfen.

Der Einfluß, den der Verdauungsapparat auf die Gestaltung des übrigen Körpers hat, ist mit der oben angedeuteten Beziehung zur Größenentwicklung der Tiere nicht erschöpft. An den primitivsten vielzelligen Tieren ist der Darm wie das stammesgeschichtlich älteste so auch das umfangreichste Organ; der übrige Körper ist, etwa bei einer Aktinie oder einem Schwamm, fast nichts als eine einfache Hülle um den Magen; die Verdauungsorgane sind formbestimmend für das ganze Tier. So bleibt es, solange die Beschaffung der Nahrung keine großen Bewegungsleistungen erfordert. Je spezieller aber die Nahrung wird, je mehr das Tier eine Wahl übt und sich an bestimmte Kost anpaßt, um so mehr muß es sich zur Erlangung derselben bewegen, um so wichtiger werden die Bewegungsorgane. Sie sind es jetzt, die den Haupteinfluß auf das gesamte Aussehen des Tieres bekommen.

Nach diesem allgemeinen Überblick über die Ernährungsverhältnisse bei den vielzelligen Tieren wollen wir einzelne Beispiele aus der unendlichen Mannigfaltigkeit der Kombinationen vorführen, die uns in der Tierreihe begegnen. Allerdings ist da eine Beschränkung unbedingt nötig, und für die hier getroffene Auswahl sind neben der Rücksicht auf den verfügbaren Raum auch vielfach die Grenzen von Bedeutung gewesen, die unsere mangelhaften Kenntnisse an vielen Stellen von selbst setzen.

b) Die Ernährung der Hohltiere, Plattwürmer, Stachelhäuter und Würmer.

Die Hohltiere (Coelenteraten) ernähren sich durchweg von tierischen Stoffen, deren sie sich auf verschiedene Weise bemächtigen. Die festsitzenden Formen haben Fangarme, die bei Berührung mit der Nahrung diese ergreifen und in die Mundöffnung einführen. Die freischwimmenden Medusen und Rippenquallen sind zwar auch teilweise mit sogenannten Tentakeln ausgestattet; meist aber sind diese zum Festhalten einer Beute nicht kräftig

genug: sie dienen nur als Spürorgane; die Mundöffnung aber liegt an der Spitze eines beweglichen Stieles, oder aber der ganze Körper des Tieres ist beweglich genug, so daß die Beute direkt mit dem Munde gepackt werden kann.

Die Bewältigung der Fraßtiere geschieht vielfach mit Hilfe der mikroskopischen Waffen, über die die Cölenteraten verfügen, nämlich der Nesselkapseln bei den Nesseltieren (Polypen und Quallen) und der Klebzellen bei den Rippenquallen. Auf ihre nähere Betrachtung muß hier verzichtet werden, sie gehört in den zweiten Band dieses Werkes.

Der Darmraum erstreckt sich bei den Nesseltieren durch die ganze Ausdehnung des Tieres; damit wird eine gleichmäßige Ernährung aller Teile ermöglicht, und es fällt

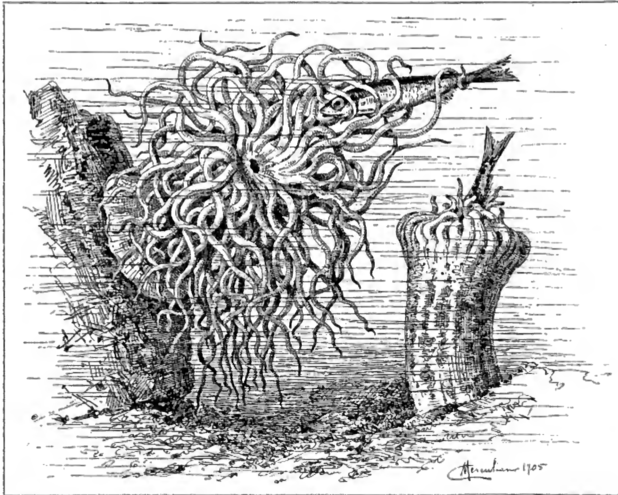


Abb. 170. Seerose (Anemonia sulcata Penn.), einen Fisch mit den Fangarmen packend (links) und in den Darmraum einführend (rechts).

hier dem Darmepithel noch eine Aufgabe zu, die bei höher entwickelten Tieren durch ein besonderes Gefäßsystem und die damit gegebene Säftezirkulation übernommen wird, nämlich die Nährstoffe den Verbrauchsstellen zuzuführen. Der Darm besitzt nur eine Hauptöffnung nach außen, die zugleich der Einfuhr des Futters und der Ausfuhr der unverdauten Reste dient. Die Mannigfaltigkeit seiner Ausbildung im einzelnen haben wir schon früher (S. 90) kennen gelernt. Überall ist die Nahrungsverarbeitung die gleiche: die Verdauung ist intrazellular. An durchsichtigen Formen, wie der Siphonophorengattung Praya, ist durch direkte Beobachtung festgestellt worden, daß die Zellen der Darmwand zahlreiche und sehr lange Protoplasmafortsätze aussenden, die um die Nahrungspartikelchen herumfließen und diese in den Zelleib einführen. Daß auf solchem Wege kleine und

weiche Beutetierchen, wie sie die Korallen und Hydroidpolypen fangen, zerstückt und aufgenommen werden können, ist leicht verständlich. Das Überraschende bei dieser Art der Verdauung aber ist, daß selbst große und harthäutige Tiere, Krebse, Mollusken und Fische, wie sie den größeren Anthozoën und Medusen zum Opfer fallen (Abb. 170), völlig ausgefressen werden, so daß nur die leeren Panzer, Schalen und Skelette übrigbleiben. Das erschien fast unerklärlich ohne die Annahme, daß sich im Darmraum ein verdauendes Sekret ansammle, durch das die Nahrung durchtränkt und aufgelöst würde. Durch genaue Untersuchungen an Aktinien hat Mesnil diese Verhältnisse jetzt aufgeklärt. Die Flüssigkeit, die den Magenraum einer Aktinie erfüllt, unterscheidet sich in ihrem Einfluß auf verdauliche Stoffe in nichts vom Seewasser. Wenn man die Aktinien mit Blutkuchen, d. h. den aus stehendem Blute sich absetzenden zusammenhängenden Massen von Blutkörperchen füttert, so findet man nur die intrazellular aufgenommenen Blutkörperchen aufgequollen und ihres Farbstoffes beraubt, die im Darmraum liegenden dagegen sind unverändert geblieben, selbst wenn sie in enger Berührung mit den Zellen der Wandung waren. Das Vorhandensein eines verdauenden Darmsaftes ist daher nicht wahrscheinlich. Dabei zeigt sich, daß zur Nahrungsaufnahme zwar alle Zellen der Darmwand in gleicher Weise befähigt sind, mit Ausnahme der Schleim- und Nesselzellen am Rande der Darmscheidewände, daß sich aber in den meisten Fällen nur die Zellen der Mesenterialfilamente daran beteiligen, breiter, knäuelartig gewundener Bänder, die nahe den freien Rändern der Scheidewände hinziehen (Abb. 171). Diese Filamente besitzen eine wunderbare Beweglichkeit und Plastizität: sie schmiegen sich der Beute allseitig dicht an, dringen an den Stellen des geringsten Widerstandes in dieselbe ein, senken sich in die Weichteile und sprengen deren Bestandteile auseinander, deren Trümmer die Zellen sich einverleiben. Schließlich ziehen sie sich nach vollbrachter Arbeit zurück, und von dem Opfer ist nichts übrig geblieben als die Hartteile.

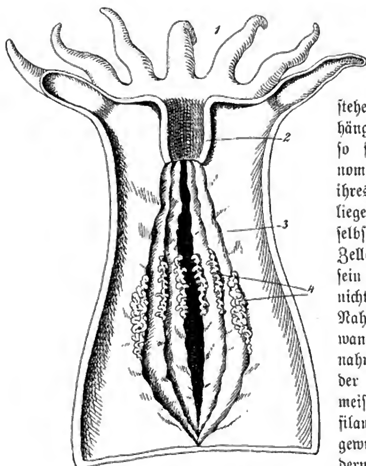


Abb 171. Medianschnitt durch eine Aktinie. 1 Fangarme, 2 Schlundrohr, 3 Darmscheidewände (Septen), 4 Mesenterialfilamente. Nach Chun.

Die aufgenommenen Nahrungsteilchen aber werden in den Zellen zunächst von Vakuolen umgeben, deren Reaktion gegen Lackmusfarbstoff das Vorhandensein von Säure beweist. Wahrscheinlich ist die Bedeutung dieser Säure darin zu suchen, daß etwaige mit aufgenommene Mikroorganismen, wie Bakterien u. dgl., abgetötet werden und damit eine Desinfektion der Nahrung vorgenommen wird. Danach erst tritt die Verdauung der aufgenommenen Stoffe in den Vakuolen ein. Aus der Magenwand läßt sich eine Flüssigkeit auspressen, die eine Anzahl verschiedener Fermente enthält: ein eiweißlösendes, ein stärkeumwandelndes, ein fettzersetzendes und schließlich ein Labferment. Die Haupt-

menge der Verdauungsfermente wird in den Mesenterialfilamenten gefunden, und man geht wohl nicht fehl mit der Annahme, daß in den beschriebenen Nahrungsvakuolen solche Fermente vorhanden sind. Die Zellen entleeren dann die nicht verdauten Teile der aufgenommenen Brocken in den Darmraum, und von dort werden sie, wie die Hartteile der Beute, durch den Mund ausgestoßen. Da an der Nahrungsaufnahme vorwiegend die Zellen der Mesenterialfilamente beteiligt sind, hier aber sicherlich nicht ein entsprechend großer Stoffverbrauch stattfindet, so läßt sich die Annahme einer Fortleitung der Säfte in den Körperwandungen, auch ohne zirkulierende Körperflüssigkeit, nicht umgehen.

In ähnlicher Weise dürfte sich die Verarbeitung des aufgenommenen Futters bei allen Cölenteraten abspielen. Für die Rippenquallen ist jedenfalls eine intrazellulare Aufnahme der in den Darmraum eingeführten Karminkörnchen nachgewiesen.

Die Schwämme oder Spongien, die man meist zu dem Tierkreis der Cölenteraten stellt, weichen von den bisher geschilderten bezüglich der Ernährung in wesentlichen Punkten ab. Wie früher schon dargestellt wurde, hat der Binnenraum ihres Körpers zahlreiche Öffnungen, von denen bei einfachen Schwammindividuen die größte, axial stehende, das Oskulum, den ausführenden Weg, die zahlreichen engen Poren aber die zuführenden Wege bilden (S. 91 und Abb. 55). Die Schwämme sind ausgesprochene Strudler; der Hauptraum oder bei anderen Formen die zwischen diesen und die Poren eingeschalteten Geißelkammern sind mit Geißelzellen ausgekleidet, und diese erregen durch ihr fortwährendes Schlagen einen Wasserstrom, der durch die Poren ein- und durch das Oskulum austritt. Das Wasser bringt kleine Nahrungsteilchen mit sich, kleinste Lebewesen und Zerfallstoffe von größeren Tier- und Pflanzenleichen, sogenannten organischen Detritus. Der Schlag der Geißeln aber ist nicht gleichzeitig und gleichgerichtet; sonst würden ja diese Teilchen einfach mit dem Wasserstrom den Schwammkörper wieder verlassen. Vielmehr wird ein Wasserwirbel in den Geißelkammern erzeugt; die festen Teilchen sammeln sich hier, werden durch den Schlag der Geißeln gegen die Zellen der Wandung geschleudert und von diesen aufgenommen, ähnlich wie das bei manchen Geißelinfusorien geschieht. Hier verbleiben aber die Nahrungspartikelchen nicht, sondern sie gelangen weiter in die Parenchymzellen des Schwammes, wo wahrscheinlich die Verdauung stattfindet. Bringt man nämlich in das Wasser, worin ein Schwamm sich befindet, Karminkörnchen oder Milch, so findet man nach einer halben bis zwei Stunden die Geißelzellen mit Farbkörnchen oder Fetttröpfchen ausgefüllt; nach 24 Stunden finden sich mehr Körnchen im Parenchym als in den Geißelzellen, und wenn man während der letzten zwei Stunden den Schwamm in reinem Wasser gehalten hat, so sind die letzteren überhaupt leer von aufgenommenen Stoffen und nur in den Parenchymzellen sind solche zu finden.

Von den Plattwürmern haben wir hier zunächst nur die Strudelwürmer (Turbellarien) und Saugwürmer (Trematoden) zu betrachten. Die Bandwürmer (Cestoden) kommen, bei ihrer parasitischen Lebensweise, ganz ohne Darmkanal aus; sie sind von Nährstoffen in gelöstem oder leicht löslichem Zustand, sei es dem Darminhalt oder den Körpersäften ihrer Wirtstiere, ganz umgeben und nehmen diese mit ihrer gesamten Oberfläche auf. Bei den ebenfalls zu den Plattwürmern zählenden Schnurwürmern (Nemertinen) und Rädertieren (Rotatorien) liegen insofern andere Verhältnisse vor, als hier außer dem Munde noch eine zweite Darmöffnung, der After, vorhanden ist.

Bei den Strudel- und Saugwürmern hat der Darm nur eine Öffnung und ist in das Parenchym des Körpers eingebettet. Meist dehnt er sich in reicher Verästelung

durch den ganzen, plattgedrückten Körper aus (Abb. 172) und bietet dadurch einerseits eine große verdauende Oberfläche dar; andererseits aber wird damit für eine Verteilung der Nährstoffe durch den ganzen Körper gesorgt, so daß der Weg der resorbierten Nahrung bis zu den Verbrauchsstellen nur kurz ist. Damit ist, wie bei den Cölenteraten, das fehlende Zirkulationssystem ersetzt. Die sogenannten rhabdocoelen Strudelwürmer haben allerdings einen unverzweigten Darm; aber mit der geringen Entwicklung der Darmoberfläche hängt wohl auch ihre beschränkte Größe — sie sind meist nur wenige Millimeter lang — zusammen; für größere Tiere würde die ernährende Oberfläche des einfach schlauchförmigen Darmes nicht ausreichen. Nahe der Darmöffnung ist meist ein kräftiger, muskulöser Apparat vorhanden, der Schlundkopf, der bei den parasitischen Saugwürmern und bei rhabdocoelen Strudelwürmern als Saugapparat wirkt, bei den größeren Strudelwürmern dagegen einen mehr oder weniger kompliziert gebauten Rüssel bildet, der herausgestreckt werden kann und die Nahrung umfaßt und einsaugt.

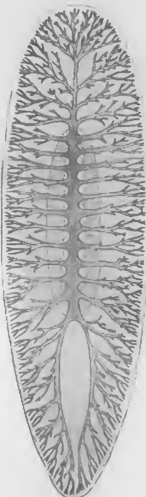
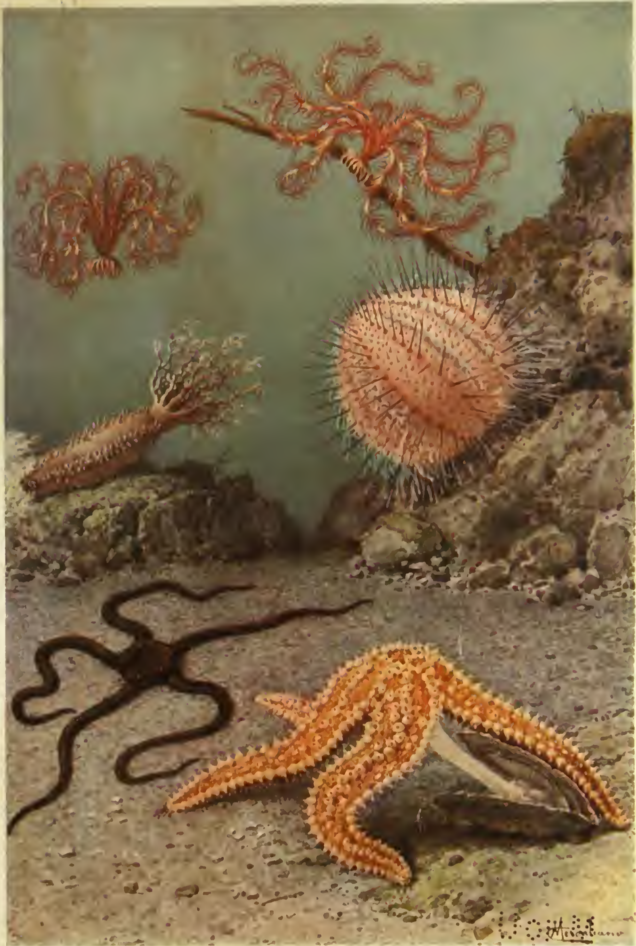


Abb. 172. Darmkanal eines Meeresstrudelwurms, Leptoplana alcinoi O. Schm. 1 Schlundkopf (Pharynx). Nach Lang.

Nur bei wenigen Strudelwürmern besteht die Nahrung aus einzelligen Algen und ähnlichen Pflanzenstoffen; die allermeisten sind Fleischfresser. Die Süßwasserplanarien nähren sich von Flohkrebsen und andern kleinen Wassertieren, machen sich aber auch über Leichen von Fischen und Fröschen her; die Landplanarien fressen kleine Regenwürmer und Nacktschnecken; die meerbewohnenden Polykladen verfolgen unter anderem Ringel und Schnurwürmer. Die Strudelwürmer senken ihren Rüssel, wenn er röhrenförmig ist (Planarien), an einer weicheren Stelle in das Opfer ein; andere Formen (Polykladen des Meeres) umgeben mit ihrem krausenartig gefalteten Rüssel die Beute wie mit einem Tuch. Am Rande des Rüssels münden zahlreiche einzellige Drüsen, deren Sekret vielleicht zur Erweichung und Auflösung der Nahrung beiträgt; die fein verteilten Nahrungsmassen werden dann in den Darm eingesaugt und in die Zellen aufgenommen, wie man bei durchsichtigen Tieren (Dendrocoelum) wahrnehmen kann. Zuweilen läßt sich eine Zusammenziehung des Hauptdarms beobachten, wodurch eine schmutzige Flüssigkeit durch den Mund nach außen entleert wird; das ist die Entfernung der unverdauten Reste aus dem Körper. — Bei den Saugwürmern wird die aufgenommene Nahrung ebenfalls intrazellular verdaut. Die Fortsätze der Darmzellen, welche die Futterteilchen umfließen, sind beim lebenden Leberegel direkt beobachtet worden (Abb. 169 S. 269).

Es ist bemerkenswert, daß mit dem Auftreten eines Afters die intrazellulare Nahrungsaufnahme im Darm aufzuhören scheint. Bei den Schnurwürmern und Rädertieren ist zwar früher für einige Formen intrazellulare Verdauung behauptet worden; neuere Forscher jedoch stellen das Vorkommen einer solchen in Abrede. Sie begegnet uns nur noch einmal in beschränkter Verwendung bei den Schnecken. Stachelhäuter und Würmer zeigen nichts davon.

Die **Stachelhäuter** besitzen einen Darm, der Mund- und Afteröffnung hat; nur bei manchen Seesternen (Astropecten) und bei den Schlangensternen fehlt der After.



Stachelhäuter. *1* Seestern (Asterias glacialis Müll.), eine Auster ausfressend. *2* Schlangenstern (Ophioderma longicauda M. T.). *3* Seeigel (Echinus esculentus Lam.) *4* Seegurke (Cucumaria planci Br.). *5* Haarstern (Antedon rosacea Linck), links schwimmend.

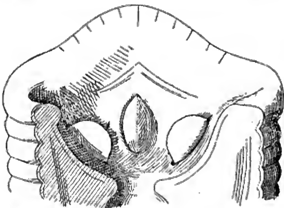
Der Darm zerfällt meist in einen Schlund, eigentlichen Darm und Enddarm, wozu bei den Seegurken hinter dem Schlund noch ein muskulöser und drüsenreicher „Magen“ kommt. Er besitzt eine Ring- und Längsmuskulatur, durch die der Darminhalt in Bewegung gesetzt wird, und hängt, durch eine Anzahl von Mesenterien gehalten, frei in der Leibeshöhle. Die Sekretion der Verdauungssäfte und Resorption besorgt das Darmepithel; bei den Seesternen beteiligt sich an beidem auch das Epithel der fünf Paar großen radialen und ebenso vielen kleineren interradialen Blindsäcke, in die übrigens feste Nahrung nicht hineinkommt. Die gelösten Nährstoffe gelangen — wie wenigstens für See- und Schlangensterne wahrscheinlich gemacht ist — durch Diffusion in die Leibeshöhle, um dort von amöboid beweglichen Freßzellen aufgenommen und den Organen zugeführt zu werden. Die überaus abwechslungsreiche Art der Ernährung bei den Stachelhäutern ist ein recht deutliches Beispiel dafür, ein wie großer Spielraum in dieser Hinsicht durch die Absonderung des Verdauungssaftes in den Darmraum gegeben wird.

Räuberisch leben vor allem die Seesterne, denen Muscheln und Schnecken, Krebse, Würmer, ja selbst kleine Fische und stachelbewehrte Seeigel zur Beute fallen. Von lebenden und toten Tieren nähren sich die Ophiuren. Bei den Seeigeln begegnet uns zum erstenmale ein besonderer Kauapparat, der aber mehr zum Ergreifen als zum Zerkleinern der Nahrung dient: den Mund umstehen fünf kräftige Zähne, die mit 15 andern Skelettstücken zusammen den pyramidenförmigen Kauapparat aufbauen, der als „Laterne des Aristoteles“ bekannt ist; kräftige Muskeln und Bänder verbinden das Ganze. Die Spitzen der Zähne schauen aus der Mundöffnung heraus und ergreifen entweder die lebende Beute, wie kleine Würmer, Krebse, Schwämme u. dgl., oder weiden bei andern Formen die Algenrasen der Felsen ab. Die zahnlosen Herzigel (Spatangoiden) dagegen füllen ihren Darm mit Sand und Schlamm und verdauen die darin enthaltenen Tiere und Tierreste. In gleicher Weise schaufeln die meisten Seegurken (Holothurien) mit Hilfe der den Mund umstehenden Tentakeln Sand oder Schlamm in ihren Darm, wegen der darin enthaltenen organischen Bestandteile. Anders die sogenannten Dendrochiroten unter den Seegurken, mit ihren vielfach verästelten Fühlern, die wie ein zierlicher Algenbusch aussehen (Taf. 8); sie sitzen auf Steinen, Korallen u. dgl. und breiten ihre Fühler aus, auf denen sich kleine Tiere, wie Krebschen, Quallen, Larven aller Art und Infusorien, zum Ausruhen niederlassen; von Zeit zu Zeit wird jeder Fühler langsam in die Mundöffnung eingebogen, diese verengt sich, einer der beiden kleinen Mundtentakel deckt sich darüber und jetzt zieht sich der Fühler wieder heraus, wobei die Beute abgestreift wird; so geschieht es in fast rhythmischer Reihenfolge mit allen Fühlern, nie zweimal nacheinander mit dem gleichen.

Ein besonderes Interesse bietet die Art der Seesterne, sich ihrer Beute zu bemächtigen. Die Formen mit breiter Mundscheibe und weniger beweglichen Armen, wie Astropecten, haben einen großen Mund und führen die Nahrung direkt in den Darm ein, wo die Weichteile verdaut werden; die Schalen werden wieder ausgespieen. Astropecten ist zuweilen so vollgefressen, daß seine Rückenhaut buckelartig aufgetrieben ist; in einem wurden zehn Kammuscheln, sechs Tellinen, etliche Kegelschnecken und fünf Dentalien gefunden. Bei den Seesternen mit schmaler Mundhöhle dagegen, z. B. Asterias glacialis Müll., ist der Mund zu eng, um solche Beute zu verschlingen; sie stülpen ihren Darm aus und umhüllen damit das Beutestück, übergießen es mit dem verdauenden Sekret und saugen die gelöste Nahrung ein. Eine solche Verdauung außerhalb des Körpers, der wir noch öfter begegnen werden, ist natürlich nur bei Abscheidung verdauender Säfte

in den Darmraum möglich. Bemerkenswert ist, wie diese Seesterne die Muscheln öffnen: sie beugen ihre Mundscheibe auf, so daß die Arme von zwei Seiten her die Muschel umfassen, derart, daß die Mitte ihrer Schalenöffnung dem Munde des Seesterns zugekehrt ist; dann heften sie ihre Saugfüßchen an die Schalenklappe und ziehen, bis der Widerstand des Opfers erschlafft und die Schale geöffnet wird — bei einer Venus von etwa 4 cm Länge dauert das 15—20 Minuten. Nun stülpen sie den Darm vor und verzehren die Weichteile in der angegebenen Weise; eine Auster von $2^1/_2$ cm Durchmesser (die, da sie am Boden angewachsen ist, etwas anders gefaßt wird, vgl. Taf. 8) ist in vier Stunden verdaut. An Austernbänken werden die Seesterne auf diese Weise überaus schädlich; in Connecticut berechnet sich der jährliche Schaden im Durchschnitt auf zwei Millionen Mark.

Aus der großen Fülle der Würmer sollen nur wenige Beispiele herausgegriffen werden: etwas genauer bekannt sind die Vorgänge der Verdauung nur bei einer Anzahl von Ringelwürmern, namentlich bei den Egeln und einigen Borstenwürmern.


Abb. 173. Vorderende des Blutegels (Hirudo medicinalis L.), von der Bauchseite her aufgeschnitten, um die Kiefer zu zeigen. Nach Pfurtscheller.

Die Egel nähren sich zumeist von Blut und Körpersäften anderer Tiere; einige, wie die Rollegel (Glossisiphonia, Abb. 114, S. 189) saugen Schnecken aus; andere, wie die Fischegel (Piscicola) und die Blutegel (Hirudo), heften sich an niedere und höhere Wirbeltiere an, um deren Blut zu saugen; nur wenige leben räuberisch und verschlingen ihre Beutetiere ganz, wie die in den Wassergräben und Tümpeln häufig vorkommenden Pferdeegel (Haemopis) und Herpobdella. Dabei haben sie verschiedene Mittel, ihren Opfern beizukommen. Die einen besitzen, ähnlich wie die Strudelwürmer, einen vorstreckbaren muskulösen Rüssel, der eine Ringfalte des Schlundes vorstellt und in den vorderen Abschnitt desselben wie in eine Rüsselscheide zurückziehbar ist: es sind die Rüsselegel. Die Leistungsfähigkeit des Rüssels ist erstaunlich: selbst die Haut von Fischen und Schildkröten hält ihm nicht stand; nur die dicke verhornte Epidermis der Säugetiere vermag er nicht zu durchdringen. Im Gegensatz dazu besitzen die Kieferegel im Schlund anstatt der zusammenhängenden Ringfalte drei niedrigere, gesonderte Falten der Schlundwand, die aber zusammengenommen jener Ringfalte entsprechen, die sogenannten Kiefer (Abb. 173). Diese Falten sind halbmondförmig und stehen mit ihrer Längsrichtung parallel der Körperachse; sie sind von knorpeliger Konsistenz und tragen auf ihrem Rande eine Anzahl harter, spitzer Zähnchen, deren Zahl beim Pferdeegel 14, beim medizinischen Blutegel dagegen bis 90 beträgt. Diese Kiefer sind, wie der Rüssel, mit einer reichen Muskulatur versehen und bewegen sich rotierend wie Kreissägen; wenn sie die nötige Festigkeit haben, können sie ziemlich dicke Haut durchschneiden: der medizinische Blutegel und die tropischen Landblutegel durchsägen mit Leichtigkeit die Haut des Menschen. Die Wunde, die sie hervorbringen, besteht aus drei in der Mitte zusammenstoßenden Schnitten, deren je einer von einem Kiefer stammt; sie hat die Form eines umgekehrten Y. Aus der so erzeugten Wunde saugen die Würmer das Blut.

Auf dem Rande des Rüssels und ebenso zwischen den Zähnen am Rande der Kiefer münden zahlreiche einzellige Drüsen nach außen — ein Umstand, der für die

schon betonte Gleichwertigkeit von Rüssel und Kiefern spricht. Das Sekret dieser Drüsen ergießt sich in die Wunde und hat bei unserem Blutegel, und wahrscheinlich bei allen blutsaugenden Egeln, eine eigentümliche Wirkung: es verhindert, daß das Blut gerinnt und dadurch die Wunde schließt; deshalb bluten Egelbisse ziemlich lange nach, wenn der Egel schon abgenommen ist. Bei den Saugern unter den Egeln ist die Muskulatur der Schlundwände für das Saugen eingerichtet: radiäre Erweiterer des Schlundes wirken den verengenden Ringmuskeln entgegen; beim Pferdeegel dagegen, der seine tierische Beute verschlingt, ist der Schlund weit, und die abwechselnden Zusammenziehungen von Längs- und Ringmuskulatur befördern die Nahrung nach innen.

Der eigentliche Darm der Egel besteht aus zwei Abschnitten, die man als Magendarm und Dünndarm unterschieden hat (Abb. 174). Der Magendarm ist sehr umfangreich: eine Anzahl (zwischen 5 und 10 Paar) Blindsäcke vermehren sein Volumen, nur bei den räuberisch lebenden Formen ist er kleiner; der Dünndarm steht ihm an Umfang bei weitem nach. Beide sind einfach gebaut und haben sehr dünne Wandungen. Die innere Zellauskleidung des Darms besteht beim Blutegel aus nur einer Art von Zellen; beim Pferdeegel dagegen hat sich, im Zusammenhang mit der räuberischen Lebensweise und der schnelleren Verdauung, der Darmkanal stärker differenziert: der Magendarm enthält in seinem vorderen Abschnitt Schleimzellen, gegen sein Ende aber, ebenso wie der Dünndarm, große Drüsenzellen, die wahrscheinlich einen fermenthaltigen Saft abscheiden.

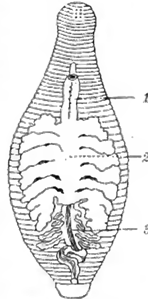


Abb. 174. Rollegel (Hemiclepsis marginata Müll.) mit eingezeichnetem Darm. 1 Schlund, 2 Magendarm, 3 Dünndarm. Nach Leuckart.

Der Magendarm bildet das Nahrungsreservoir und ist daher bei Blutsaugern sehr groß. Denn diesen bietet sich, besonders wenn sie auf Warmblüter angewiesen sind, nicht beliebig oft Gelegenheit, Nahrung aufzunehmen, und sie benutzen diese dann, um einen Vorrat anzuhäufen. Ein erwachsener medizinischer Blutegel vermag das Vier- bis Sechsfache seines Körpergewichts an Blut einzusaugen. Der Reichtum dieser Nahrung an brauchbaren Bestandteilen erlaubt ihnen, sehr lange damit auszudauern. Im Freien dauert die Verdauung eines solchen Vorrats bei den jüngsten Formen 5—6 Wochen, bei einjährigen 3—6 Monate, bei zwei- bis dreijährigen 5—9 Monate und bei ausgewachsenen Blutegeln sogar 6—15 Monate. Bei dem räuberischen Pferdeegel dagegen ist ein verschluckter Regenwurm schon nach wenigen Tagen ganz verdaut. Das Blut, das an der Luft so leicht in Fäulnis übergeht, bleibt im Egelmagen während dieser ganzen Zeit unverdorben. Einmal wirkt nämlich das beigemischte Sekret der Kieferdrüsen fäulnisverhindernd, wie durch Versuche festgestellt ist. Dann aber ist, wenigstens bei einigen Formen (Haementeria costata Müll.), nachgewiesen, daß die Wandung des Vorratsdarms ein saures Sekret abscheidet; Säure aber wirkt kräftig desinfizierend, und so wird auch hierdurch das Blut vor Fäulnis bewahrt. Durch die Säure wird auch eine teilweise Zersetzung des Blutes bewirkt. Die eigentliche Verdauung aber erfolgt wahrscheinlich erst im Dünndarm; wenigstens kann man bei einem durchsichtigen Rüsselegel beobachten, daß die im Magendarm noch ziemlich grobkörnigen Inhaltsmassen hier eine feinere und hellere Beschaffenheit annehmen und in immer kleinere Ballen zerfallen.

Bei den **Borstenwürmern** begegnet uns entsprechend der Formenfülle auch eine große Verschiedenheit in der Ernährungsweise. Da haben wir Räuber, die lebender

Beute nachgehen und zur Bewältigung derselben einen muskelstarken, vorstülpbaren Rüssel besitzen, der oft noch ein Paar gegeneinander beweglicher Chitinhaken, sogenannte Kiefer trägt: es sind die Raubanneliden des Meeres. Da treffen wir friedliche Pflanzenfresser wie die kleinen Naideen unseres Süßwassers. Andere, die in festsitzenden Röhren wohnen, sind Strudler: die Serpuliden (Spirographis, Protula u. a., Tafel 9); die trichterartig ausgebreitete, mit Wimpern besetzte Tentakelkrone, die sie aus der Röhre herausstrecken, ist nach Bounhiols Untersuchungen an der Atmung nicht stärker beteiligt als andere Teile der Körperhaut von gleicher Oberfläche; ihre Hauptbedeutung ist die Entwicklung einer großen Strudelfläche für die Nahrungszufuhr, wie sie für festsitzende Tiere vorteilhaft ist. Schließlich finden wir Schlammfresser, die ihren Darm mit Massen von Meeressand oder Ackererde füllen, um die darin enthaltenen Nahrungsmassen zu verdauen, dort kleine Lebewesen, hier vor allem zerfallende Pflanzenstoffe: dazu zählen die meerbewohnenden Sandpiere (Arenicola, Tafel 9) und die Regenwürmer.

Der Regenwurm verzehrt neben humusreichem Boden auch halbverweste und frische Pflanzenteile, ja in der Gefangenschaft nimmt er auch gern rohes Fleisch und Fett. Er ergreift nachts mit Hilfe eines ausstülpbaren Schlundkopfes Blätter und zieht sie in seine Löcher hinein; nach Darwins Beobachtungen befeuchtet er sie dabei mit einem alkalisch reagierenden Saft, der vielleicht aus den Schlunddrüsen stammt, wahrscheinlicher aber wohl erbrochener Darmsaft ist, und bewirkt dadurch an ihnen eine Veränderung, eine Erweichung, die man als Vorverdauung außerhalb des Körpers bezeichnen kann. Die Differenzierung des Darmes ist beim Regenwurm größer als bei den bisher betrachteten Tieren; aber er bleibt insofern primitiv, als er die Form eines einfachen Rohres ohne seitliche Aussackungen bewahrt hat. An der Speiseröhre, die auf den Schlund folgt, findet man drei Paar von Kalksäckchen, als deren Aufgabe vermutungsweise angegeben wird, die Humussäure der aufgenommenen Erde zu neutralisieren. Der dann eingeschaltete „Kropf“ wird als Nahrungsreservoir gedeutet. Ein starker Muskelmagen dient wohl dazu, zusammenhängende Massen aufgenommener Nahrung zu zertrümmern. Am eigentlichen Darm ist eine Vergrößerung der resorbierenden Oberfläche durch eine Einfaltung der dorsalen Darmwand, die sogenannte Typhlosolis, erreicht, die tief in das Lumen des Darmrohres hineinragt und dieses verengt, ein Vorteil für die gründliche Ausnutzung der Nahrung. Während die Zellen der übrigen Darmwand, abgesehen von den Drüsenzellen, mit Wimpern ausgestattet sind, werden solche an denen der Typhlosolis meist vermißt, was für Besonderheiten in ihrer Verrichtung spricht. Ein Extrakt des Regenwurmdarmes verdaut Eiweiß, wandelt Stärke um und greift angeblich auch Zellulose an, was für die hier gegebene Nahrung nicht unwesentlich ist. Von einer Kost, die so verhältnismäßig arm an ernährenden Stoffen ist, müssen natürlich außerordentliche Mengen verschlungen werden, die ja aber dem Wurme mühelos zu Gebote stehen. Berechnungen ergeben, daß in einem Jahre auf einem Hektar Land 25000 kg Erde den Darm der Würmer passieren; die nach der Oberfläche entleerten Exkrementhaufen bilden oft große Massen von beträchtlichem Gewicht im Vergleich zu dem der Würmer.

Auch bei den polychaeten Ringelwürmern ist der Darm meist ein einfaches Rohr, in dessen Wand gleichzeitig die Sekretion der Verdauungssäfte und die Resorption der Nährstoffe ihren Sitz hat. Durch Gegenwart von Blindsäcken kann der Darmkanal ein kompliziertes Aussehen bekommen. Manche von ihnen haben nur die Aufgabe, ein bestimmtes Produkt wie Schleim abzuscheiden, während die Gesamtverdauung nach wie vor

der Darmwand obliegt; so beim Spierwurm (Arenicola). Weiter geht die Arbeitsteilung bei der sogenannten Seeraupe (Aphrodite aculeata L.). Ein dicker, mit starker Kutikula ausgekleideter Oesophagus besorgt die mechanische Zerkleinerung der Nahrung, die dann in den eigentlichen Darm gelangt. An diesen setzen sich 18 Paar Blindsäcke mit engen Mündungen an: ein Filterapparat an der Mündung verhindert das Eindringen gröberer Nahrungsteilchen in die Blindsäcke. Die Nahrung wird im Hauptdarm der Einwirkung der Verdauungssäfte ausgesetzt und die gelösten Stoffe dann durch starke Kontraktion in die Blindsäcke gepreßt, wo neben der Sekretion auch die Resorption stattfindet, während im Hauptdarm eine solche nicht nachweisbar ist. Die Einrichtung erinnert an den Darm der Seesterne mit seinen Blindsäcken, wenn auch da die Arbeitsteilung noch nicht so fortgeschritten ist; noch ausgesprochener wird uns diese Differenzierung bei den Schnecken und den Gliederfüßlern entgegentreten.

Ein kräftigwirkender Kauapparat ist uns bei den bisher besprochenen Tieren nur ausnahmsweise begegnet: die „Kiefer" der Rädertierchen können bei ihrer geringen Größe nur verhältnismäßig unbedeutende Wirkungen entfalten; die „Laterne des Aristoteles" bei den Seeigeln ist mehr zum Packen, Abzupfen und Zerschneiden als zum richtigen Kauen geeignet, und die Kaumägen beim Regenwurm und bei Aphrodite sind schwach ausgebildet. Die meisten räuberischen Tiere in den betrachteten Gruppen verschlingen ihre Beute ganz oder vermögen von ihr nur Stücke abzuzupfen; die Pflanzenfresser nähren sich entweder von einzelligen Algen oder von weichen oder zerfallenden Teilen höherer Pflanzen. — Bei den Gliederfüßlern und den Weichtieren aber tritt uns nahezu allgemein verbreitet eine Mundbewaffnung von oft sehr kräftiger Ausbildung entgegen. Damit erweitert sich der Kreis der Stoffe, namentlich der pflanzlichen Stoffe, die ihnen zur Nahrung dienen. Die räuberisch lebenden Arten werden gefährlicher, ihr Beutebereich ist ein großer, die Ernährung infolgedessen nachhaltig, ihre Lebhaftigkeit und Stärke gesteigert. Die Pflanzenfresser aber sind nicht mehr auf kleine oder weiche oder faulende Pflanzenteile beschränkt; sie sind jetzt auch fähig, Blätter von festerem Bau, Stengel, Samen und Holzteile zu bewältigen. So ist ihr Lebensgebiet vergrößert, und es ist nicht zu verwundern, daß uns gerade bei den Gliederfüßlern und Weichtieren eine so ungemeine Formenfülle entgegentritt, die entstanden ist in Anpassung an die Mannigfaltigkeit der Existenzbedingungen.

c) Die Ernährung der Gliederfüßler.

Die Gliederfüßler besitzen Kauwerkzeuge vielfach in der doppelten Gestalt äußerer Kiefer und eines inneren Kaumagens. Der Kaumagen kommt freilich bei weitem nicht allen Formen zu; dagegen ist der Besitz der Kiefer, vielfach freilich in umgewandelter Gestalt, allgemein verbreitet und geht bei den Spinnen einerseits, bei den übrigen Gliederfüßlern andererseits auf gleiche morphologische Grundlagen zurück.

Wie die Gliederfüßler überhaupt einen unerschöpflichen Gestaltenreichtum aufweisen, der sich aber immer wieder von wenigen Grundformen ableiten läßt, so sind auch ihre Kauwerkzeuge in mannigfachster Weise verschieden, lassen sich aber insgesamt unter gemeinsame Gesichtspunkte zusammenfassen. Alle sind sie nämlich als umgewandelte Gliedmaßenpaare einer Urform anzusehen; sie dienten ursprünglich der Fortbewegung und sind erst in zweiter Linie in den Dienst der Ernährung getreten; daher zeigen sie in primitiven Fällen die Bestandteile einer typischen Krebsgliedmaße und bestehen aus einem zweigliedrigen Stamm, an den sich je ein gegliederter Innen- und Außenast (Endo- und

Exopodit) ansetzen. Bei den jungen Larven der Krebse, den Nauplien (Abb. 66, S. 101), haben die späteren Kiefer ebenso wie die späteren Fühler oder Antennen noch die ursprüngliche Bedeutung beibehalten und werden als Ruder verwandt. Ja außer den überall vorkommenden drei Kieferpaaren sind bei manchen Formen, z. B. den zehnfüßigen Krebsen und manchen Tausendfüßern, auch noch weitere Gliedmaßenpaare als Mundgliedmaßen oder Kieferfüße in Verwendung, und diese haben dann in ihrem Aussehen meist noch mehr Ähnlichkeit mit den Bewegungsfüßen. Ihrer Herkunft entsprechend sind die Mundwerkzeuge der Gliederfüßler paarig vorhanden, und die zusammengehörigen Paarlinge wirken von den Seiten her gegeneinander, nicht wie die Kiefer der Wirbeltiere von oben nach unten; das ist zu bedenken, damit der auch für sie gebrauchte Name „Kiefer" nicht zu Mißverständnissen führt.

Die Verhältnisse der Mundwerkzeuge bei den Krebsen bilden die Grundlage für das Verständnis derjenigen bei den übrigen Gliederfüßlern, von den Spinnentieren abgesehen. Dort haben wir stets ein Paar Mandibeln oder Oberkiefer, ein Paar vordere (oder erste) Maxillen oder Mittelkiefer und ein Paar hintere (oder zweite) Maxillen oder Unterkiefer. Während die Oberkiefer sehr einfach gebaut sind und nicht mehr oder nur noch sehr undeutlich die typischen Spaltfußteile erkennen lassen, erinnern die Mittel- und Unterkiefer schon mehr an Spaltfüße und besitzen oft außer den an das basale Stammglied ansetzenden Kauladen noch einen Innen- und Außenast; die bei den zehnfüßigen Krebsen darauf folgenden drei Paar Kieferfüße bilden vollends den Übergang zu den Bewegungsfüßen.

Bei den beiden Hauptabteilungen der Tausendfüßer haben die Mundwerkzeuge eine verschiedene Ausbildung. Bei den Chilopoden sind die drei Kieferpaare wie bei den Krebsen vorhanden, aber das dritte Paar ist zu einem einheitlichen Gebilde, der „Unterlippe", verschmolzen; außerdem tritt das erste folgende Beinpaar als kräftiger Kieferfuß mit stark entwickelter Giftdrüse in den Dienst der Nahrungsaufnahme. Bei den Chilognathen dagegen besitzt das fertige Tier nur die Mandibeln und die vorderen Maxillen; die hinteren Maxillen werden zwar beim Embryo angelegt, aber noch während der Entwicklung zurückgebildet. Bei den Insekten sind die drei Kieferpaare vorhanden, aber wie bei den Chilopoden sind die Paarlinge des dritten Paares zu einer unpaaren Unterlippe verwachsen. Bei den Spinnentieren endlich finden wir nur zwei Paar Mundgliedmaßen, die sich vielleicht mit den Mandibeln und den vorderen Maxillen der übrigen Gliederfüßler vergleichen lassen; dem hinteren Maxillenpaare entspräche dann das erste Gehfußpaar, das bei den Walzenspinnen (Solpugiden), wo ein gesonderter Kopf vorhanden ist, sich an diesen ansetzt.

Diese in dem Grundplane so übereinstimmenden Mundwerkzeuge zeigen eine geradezu proteusartige Veränderlichkeit und erscheinen den jeweiligen Bedürfnissen ihrer Besitzer aufs engste angepaßt. So kommen neben den kauenden und beißenden in allen Gruppen stechende und saugende Mundteile vor, die durch Umbildung jener entstanden sind: unter den Krebsen bei den parasitischen Kopepoden, unter den Tausendfüßern bei den Polyzoniden, unter den Insekten in verschiedenen Abteilungen und unter den Spinnentieren bei den Milben. Überall bilden die drei (bzw. zwei) Kieferpaare einzeln oder zusammen das Material für die Umwandlungen.

Unter den Krebstieren sind die meisten kleineren Formen, viele Phyllopoden, Kopepoden und Ostrakoden sowie die Asseln und ihre Verwandten Pflanzenfresser; Räuber sind seltner, z. B. Apus und Leptodora. Die höheren Krebse aber sind meist Fleischfresser, z. T. halten sie sich an Aas. Die festsitzenden Entenmuscheln und Seepocken sind

Strudler, die aber nicht durch wimpernde Zellen, sondern durch die Bewegungen ihrer reich mit Haaren und Borsten besetzten Rankenfüße die feine im Wasser verteilte Nahrung herbeistrudeln. Dazu kommen eine Menge schmarotzender Krebse verschiedenster Ordnungen: Kopepoden, Rankenfüßler und Asseln haben sich dieser Lebensweise angepaßt; wir werden ihrer noch an anderer Stelle (im 2. Bande) zu gedenken haben.

Am besten bekannt sind die Einzelheiten der Nahrungsverarbeitung und Verdauung bei den zehnfüßigen Krebsen, dem Flußkrebs und seinen Gesippen. Bei diesen ist der entodermale Darmabschnitt, der als Mitteldarm bezeichnet wird, nur von verhältnismäßig geringer Länge (Abb. 175); er mißt beim Flußkrebs nur ein Zwanzigstel der gesamten Darmlänge, bei den Krabben ist er länger. Der Vorder- und Enddarm sind ektodermaler Abstammung und besitzen dementsprechend eine Chitinauskleidung, die in unmittelbarem Zusammenhange mit dem äußeren Panzer steht und wie dieser bei den zeitweilig eintretenden Häutungen abgestoßen wird. Die Nahrungsaufnahme geschieht mit

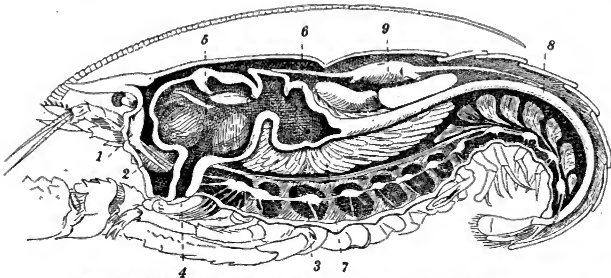


Abb. 175. Medianschnitt durch den Flußkrebs (Potamobius astacus L.).
1 Oberschlundganglion, 2 Schlundkonnektive, 3 Bauchganglienkette, 4 Mund, 5 Kaumagen, 6 Mitteldarm (verhältnismäßig zu groß gezeichnet), 7 Mitteldarmsack, sogenannte Leber, 8 Enddarm, 9 Herz. Nach Leuckart-Nitsches Wandtafeln.

Hilfe der Kiefer und der drei Kieferfußpaare; die letzteren besorgen hauptsächlich das Abreißen der Brocken und bleiben dann unter dem Munde geschlossen, um ein Ausgleiten des Bissens zu verhindern, den die Kiefer zerkleinern. Durch den kurzen Schlund gelangt die Nahrung in eine Erweiterung des Vorderdarmes, den Kaumagen. Die Wandung dieses Abschnittes zeigt eine Anzahl dicker, fester Chitinleisten und Zähne, die von der starken Muskulatur der Magenwand gegeneinander bewegt werden und die von den Kiefern schon vorbereitete Nahrung gründlich zerreiben und mit dem Darmsaft durchkneten, der vom Mitteldarm her in den Kaumagen gelangt.

Der Mitteldarm besteht aus einem kurzen, axialen Abschnitte und zwei mächtigen, vielfach verästelten und gelappten Ausstülpungen, die nach beiden Seiten von diesem ausgehen. Man hat diese früher als Lebern bezeichnet; aber da dieser Name von der Bedeutung der Bildungen einen falschen Begriff geben muß, nennt man sie besser Mitteldarmsäcke. Sie sind von höchster Wichtigkeit für die Verdauung: in ihnen wird der sehr wirksame, fermentreiche Darmsaft abgesondert, durch den auf fermentativem Wege Eiweiß gespalten, Fett verseift, Stärke in Zucker verwandelt und endlich auch Zellulose gelöst wird. Die Durchknetung des Futters mit diesem Saft, die im Kaumagen stattfindet,

bewirkt eine schnelle Lösung der verdaulichen Teile. Durch einen trichter- oder reusenartigen Ansatz des Kaumagens, der den Mitteldarm durchzieht, wird ein direktes Überführen der unverdaulichen Überbleibsel in den Enddarm ermöglicht und dadurch die weiche Zellauskleidung des Mitteldarmes vor Verletzung geschützt. Der gelöste Nahrungssaft aber gelangt in den Mitteldarm und von da in die Anhangssäcke. Wie die Absonderung des verdauenden Saftes, so findet nun in diesen auch die Aufsaugung der verdauten Nahrung statt; nur an der Fettresorption beteiligt sich auch die Wandung des axialen Mitteldarmabschnittes.

Die Mitteldarmsäcke haben aber noch eine weitere wichtige Eigentümlichkeit: sie halten nämlich gewisse Giftstoffe fest und lassen sie nicht in den Kreislauf gelangen. Man hat Landkrabben (Gecarcinus ruricola L.) mit Arsenik füttern können, ohne daß sie daran zugrunde gingen, und fand nach einem Monat bei Abtötung der Versuchstiere reichlich Arsenik in der Wand der Mitteldarmsäcke aufgespeichert. Da die Krebse vielfach Aasfresser sind, so sind sie wahrscheinlich, dank dieser Eigenschaft ihrer Mitteldarmsäcke, vor Schädigung durch die in fauligem Fleisch entstehenden Giftstoffe (Ptomaïne) geschützt.

Die Länge des Enddarms ist bei den langschwänzigen Krebsen nur durch die Länge des Hinterleibs bedingt, auf dessen Endsegment er nach außen mündet; für die Resorption verdaulicher Stoffe hat er keine Bedeutung. Am Beginne des Enddarms münden eine Anzahl Drüsen, offenbar von ektodermaler Abstammung wie die Epithelauskleidung dieses Abschnittes; ihrem Sekret fällt wahrscheinlich die Aufgabe zu, die unverdaulichen Stoffe zu den Kotballen zu verkleben, auf deren Oberfläche man stets einen schleimigen Sekretüberzug bemerkt. —

Bei den durch Tracheen atmenden Gliederfüßlern, die im allgemeinen nicht im Wasser leben, tritt eine neue Art von Hilfsorganen auf: nämlich Drüsen, die ihr Sekret in die Mundhöhle ergießen. Es sind keine eigentlichen Darmdrüsen: sie leiten sich nicht vom Entoderm her, und ihr Sekret hat keinerlei verdauende Wirkung. Die ursprüngliche Bedeutung dieses Sekretes mag wohl sein, die trockene Nahrung anzufeuchten, damit sie sich zum Bissen formen und leichter schlucken läßt, und wasserlösliche Teile des Futters schnell in Lösung zu bringen. Es ist daher erklärlich, daß sie bei den wasserbewohnenden Krebsen fehlen, und daß z. B. auch die im Wasser lebende Libellenlarve ihrer entbehrt, während die fertigen Libellen sie besitzen. Aber das ist nicht die alleinige Bedeutung dieses Sekretes geblieben; es hat seine Beschaffenheit und Wirksamkeit mannigfach verändert bei Insekten, die flüssige oder genügend feuchte Nahrung aufnehmen. In manchen Fällen, z. B. bei Schmetterlingsraupen, sind die Drüsen zu Spinndrüsen geworden, d. h. sie bringen ein zähes Sekret hervor, dessen Fäden an der Luft erhärten. Andre sind Giftdrüsen und finden sich besonders auch bei blutsaugenden Tieren (Schnaken, Wanzen, Flöhen): ihr Sekret erzeugt an der Stichstelle eine Entzündung und veranlaßt damit einen reichlichen Zufluß von Blut, das durch den Rüssel aufgesaugt wird. Noch andre, wie sie bei den Arbeitsbienen vorkommen, bereiten Speisebrei zum Auffüttern der Brut. Der Name „Speicheldrüsen", der für sie allgemein gebraucht wird, paßt daher nicht und sollte besser durch Mundrüsen ersetzt werden.

Indem wir die noch wenig untersuchten Vorgänge der Verdauung bei den Tausendfüßern übergehen, wenden wir uns gleich zu den Insekten. Dem Reichtum an Arten in dieser Klasse und der Unerschöpflichkeit der Gestaltung entspricht die Mannigfaltigkeit der Ernährung. Wir finden Fleischfresser, Pflanzenfresser, Allesfresser, Außen- und Binnenschmarotzer; manche leben von Aas, zahlreiche von Mist, nicht wenige fressen Holz; im

Staub unserer Zimmer finden einzelne ihre Nahrung, die getrockneten Insekten unserer Sammlungen werden von ihnen angegangen, sogar die Federn der Vögel, die Haare der Säuger und die verarbeitete Wolle finden Liebhaber. Viele saugen das Blut anderer Tiere oder die verschiedenartigsten Säfte der Pflanzen. Bei manchen Insekten ist die Nahrungsaufnahme auf eine bestimmte Lebensperiode beschränkt, wie bei den Eintagsfliegen, vielen Netzflüglern und den Spinnern und Spannern unter den Schmetterlingen. Die Larve ist dann das Freßtier, das Nahrungsvorräte für das ganze übrige Leben in Gestalt mächtiger Fettkörper ansammelt; das ausgebildete, fertige Insekt dagegen ist dann nur das Geschlechtstier, das keine Nahrung nimmt, nur für kurze Zeit lebt und alsbald stirbt, wenn es für die Erhaltung der Art gesorgt hat.

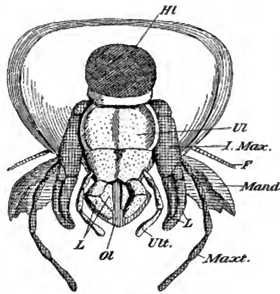


Abb. 176.
Kopf der Grille (Gryllus campestris L.) von hinten, mit beißenden Mundteilen.
Hl Hinterhauptsloch, *Ol* Oberlippe, *Mand.* Mandibel, *I. Max.* vordere Maxille, *Maxt.* Maxillartaster, *Ul* Unterlippe, *Ult* Lippentaster, *L* Kauladen, *F* Fühler. Wie hier sind in Abb. 180—188 die Oberlippe senkrecht, die Mandibeln wagrecht die *I.* Maxillen gekreuzt gestrichelt und die Unterlippe punktiert. Nach Muhr.

Nach der Art der Nahrungsaufnahme können wir die Insekten in Beißer und Sauger einteilen. Beißende Kauwerkzeuge (Abb. 176) stellen die ursprüngliche Art der Mundbewaffnung dar; sie kommen, mit Ausnahme der Schnabelkerfe (Rhynchoten) und vieler Fliegen, allen Larven zu, auch wenn die fertigen Tiere saugende Mundteile besitzen. Es sind die von den gemeinsamen Vorfahren ererbten drei Kieferpaare, zu denen vor den Mandibeln noch eine einfache Hautfalte, die Oberlippe (Ol), kommt. Die Mandibeln (Mand) sind einfach und ungegliedert; die vorderen Maxillen (I. Max) tragen ursprünglich auf einem zweigliedrigen

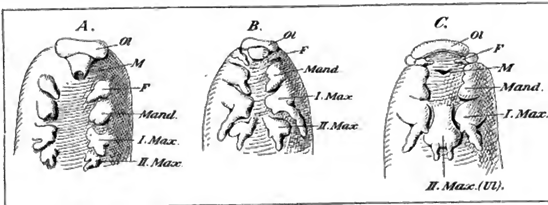


Abb. 177. Anlagen der Mundwerkzeuge bei verschieden alten Embryonen des Kolbenwasserkäfers (Hydrophilus).
Ol Oberlippe, *M* Mund, *F* Fühler, *Mand* Mandibeln, *I. Max* vordere Maxillen, *II. Max* hintere Maxillen, *Ul* Unterlippe. Nach Deegener.

Stamme zwei Kauladen und einen gegliederten Taster, der Sinneswerkzeuge trägt. Das dritte Kieferpaar erleidet eine Umbildung; bei jungen Embryonen findet man die hinteren Maxillen noch gesondert angelegt (Abb. 177), aber schon vor dem Ausschlüpfen der Larve verschmelzen sie miteinander zu der unpaarigen Unterlippe (Ul), die aber oft ihre paarige Anlage beim fertigen Insekt noch durch ihre Zweiteiligkeit,

die zwei Kauladenpaare (L) auf dem Endglied des zweigliedrigen Stammes und die beiden Taster (Ult), die sogenannten Lippentaster, erkennen läßt.

Die Oberkiefer zeigen in ihrem Bau Beziehungen zu der Beschaffenheit der Nahrung. Bei räuberischen Insekten, die keine anderen Fangapparate, z. B. Raubbeine, besitzen, dienen sie zum Ergreifen und Verwunden der Beute und sind dann lang, spitz, oft mit scharfen Zähnen besetzt und greifen übereinander, wie beim Sandlaufkäfer (Cicindela) (Abb. 178B); bei Pflanzenfressern dagegen, z. B. beim Maikäfer (Abb. 178A) oder den Schmetterlingslarven, sind sie breit kegelförmig und dienen zum zerkleinernden Kauen der Nahrung; bei Allesfressern stehen sie in der Mitte zwischen diesen Extremen. Diejenigen Raubinsekten, die zum Packen und Verletzen ihrer Opfer mit Raubbeinen ausgerüstet sind, wie die Gottesanbeterin (Mantis religiosa L.), haben Oberkiefer wie die Allesfresser. Die Oberkiefer des pollenfressenden Rosenkäfers (Cetonia) sind zu bürstchenartigen Gebilden umgewandelt und führen den Pollen dem Munde zu.

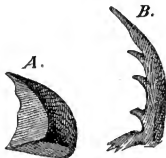


Abb. 178. Oberkiefer (Mandibeln) des Maikäfers und des Sandlaufkäfers.

Die Kraft der beißenden Oberkiefer ist oft eine außerordentlich große. Die großen Lederlaufkäfer (Procrustes) beißen starke Schneckenschalen durch, um des Weichkörpers habhaft zu werden; die Larven des Heldbocks (Cerambyx cerdo L.) fressen Gänge durch das Eichenholz; ja die Holzwespen (Sirex), die in verarbeiteten Fichtenbalken verpuppt lagen, vermögen sogar dicke Bleiplatten zu durchnagen, die ihnen den Ausgang aus der Puppenwiege ins Freie verwehren. Hohe Leistungsfähigkeit der Oberkiefer erfordert neben starker Entwicklung ihres Chitinskeletts auch eine kräftige Muskulatur, und da der Kopf für diese nicht nur Platz, sondern auch feste Ansatzpunkte bieten muß, so ist er bei solchen Formen dicker und stärker chitinisiert. Man vergleiche nur die dicken Köpfe der Libellen und der kauenden Käfer mit den kleinen Köpfen der Eintagsfliegen und Köcherfliegen, oder den Kopf des Maikäfers mit dem des Rosenkäfers, oder den Kopf vieler Raupen mit dem des zugehörigen Schmetterlings. Die „Soldaten" der Ameisen und Termiten haben zu ihren starken Oberkiefern auch einen gewaltigen Kopf; bei den nagenden und beißenden Larven ist der Kopf auch dann stark chitinisiert, wenn der übrige Körper weichhäutig bleibt, wie bei den Larven der Bockkäfer und vieler Schmetterlinge, während Bienen- und Wespenlarven auch einen weichen Kopf haben.

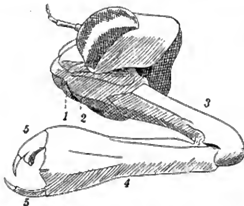


Abb. 179. Kopf der Larve einer Libelle (Aeschna) schräg von unten. 1 Mandibeln, 2 vordere Maxillen, 3 und 4 Stammglieder der Unterlippe, 5 äußere Kauladen.

Die Mittelkiefer sind durch ihre Gliederung beweglicher als die Oberkiefer, dafür aber weniger kräftig; sie mögen zur Formung des Bissens beitragen und sich dann, wenn ihre Kauladen gut ausgebildet sind, auch am Zerkleinern der Nahrung beteiligen. Auch sie haben verschiedene Gestalt je nach der Form der Nahrung. Beim Hirschkäfer konnten die mächtigen Oberkiefer der Nahrungsaufnahme entzogen und beim Männchen zu Geweihen ausgebildet werden, da die Endglieder der Mittelkiefer verlängert und durch lange dichte Behaarung zu Pinseln umgewandelt sind und allein ausreichen, um die süßen Säfte aufzulecken, denen der Käfer nachgeht.

Die Unterlippe deckt den ganzen Apparat von unten und verhindert ein Ausgleiten der Nahrungsbrocken, die von den beiden Kieferpaaren verarbeitet werden. Sie hat also meist nur die Bedeutung eines Hilfsorgans, kann aber auch zu wichtigerer Betätigung herangezogen sein: bei den Libellenlarven ist sie zu einem gewaltigen Fangapparat ausgebildet (Abb. 179 u. 187). Die beiden Stammglieder der Unterlippe, die sich sonst wenig gegeneinander verschieben, sind untereinander und mit dem Kopf durch leicht bewegliche Gelenke verbunden, und das distale Glied trägt an seinem Ende jederseits einen beweglichen Haken, der einer Kaulade der zweiten Maxille gleichzusetzen ist. In der Ruhe liegt diese Unterlippe zusammengeklappt der Unterseite des Kopfes an; nähert sich aber eine Beute, so wird sie vorgeschleudert, ergreift mit den Haken wie ein ausgestreckter Arm das Opfer (Abb. 187, S. 295) und zieht es heran. Die Vorder- und Mittelkiefer besorgen die weitere Verarbeitung.

Durch Umbildung dieses Kauapparates, der sich aus Oberlippe, Oberkiefern, Mittelkiefern und Unterlippe zusammensetzt, können nun auf sehr verschiedene Weise saugende Mundteile zustande kommen. Damit ein Saugen möglich ist, muß ein Rohr vorhanden sein, durch das die Nahrungsflüssigkeit in den Mund eingesogen werden kann. Dieses Saugrohr wechselt in seinem Bau bei den verschiedenen Abteilungen, ja man kann sagen, daß jeder Teil der Mundwerkzeuge an seiner Zusammensetzung beteiligt sein kann.

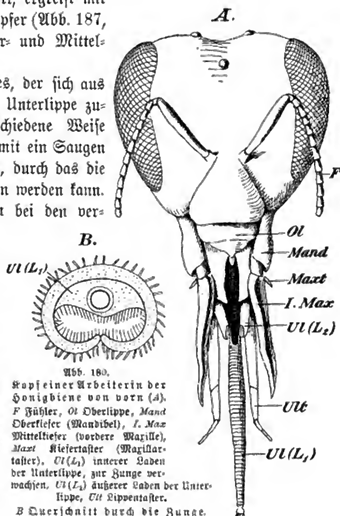


Abb. 180. Kopf einer Arbeiterin der Honigbiene von vorn (*A*). *F* Fühler, *Ol* Oberlippe, *Mand* Oberkiefer (Mandibel), *I. Max* Mittelkiefer (vordere Maxille), *Maxt* Kiefertaster (Maxillartaster). *Ul*(L_1) innerer Laden der Unterlippe, zur Zunge verwachsen. *Ul*(L_2) äußerer Laden der Unterlippe, *Ult* Lippentaster. *B* Querschnitt durch die Zunge.

Bei den honigsaugenden **Bienen** (Abb. 180) zerfällt das Saugrohr in zwei Abschnitte; das Endstück wird von der Zunge, d. h. den verwachsenen Innenladen der Unterlippe [Ul(L_1)] gebildet, die nach der Ventralseite zu einer Röhre eingerollt ist (Abb. 180B); an ihrer Wurzel wird die Flüssigkeit durch die Nebenzungen, d. i. die Außenladen der Unterlippe [Ul(L_2)] auf deren Oberseite übergeleitet, wo die Lippentaster (Ult) und Mittelkiefer (I. Max.) sich mit dem Unterlippenstamm zu einem geschlossenen Rohr zusammenlegen. Die Oberkiefer (Mand) bleiben beißend und dienen zum Kneten des Pollens und zur Bearbeitung des Wachses. Eine Reihe von Übergängen führen zu den beißenden Mundteilen, wie sie andre Hymenopteren besitzen. Bei den **Schnabelkerfen** (Abb. 181) bilden die beiden langen, borstenförmigen Mittelkiefer (I. Max.) das Saugrohr: sie tragen jeder auf der Innenseite zwei Rinnen, wodurch beim Aneinanderlegen zwei Kanäle entstehen, deren einer zum Ausfluß des Speichels dient, der andre zum Aufsteigen des Nahrungssaftes (C, 2 und 1); dieses Rohr und die ebenfalls borstenförmigen stechenden Oberkiefer (C, Mand) liegen in einer von der Unterlippe gebildeten und der Oberlippe gedeckten Rinne (Abb. 181 B), die als Führung dient und ein Umbiegen der elastischen Stechborsten verhindert, wenn diese beim Einstechen einem stärkeren Widerstand begegnen. Bei den **Schmetterlingen** (Abb. 182) sind es die Innenladen der Mittelkiefer (I. Max L_2),

die miteinander den einrollbaren Rüssel bilden; aber jede Lade hat immer nur eine Rinne, so daß sie eine einfache Röhre umfassen (C, 1). Die Unterlippe ist klein und bildet nur das Ansatzstück für die Taster (Ult); die Oberkiefer (Mand) sind zu winzigen funktionslosen Stummeln oder ganz rückgebildet. Bei den **Fliegen** (Abb. 183) trägt die Oberlippe (Ol) auf ihrer Unterseite eine Rinne, die bei manchen durch die zusammengelegten und eingefalzten Oberkiefer zur Röhre geschlossen wird, bei anderen durch den Hypopharynx (Hyp.) oder die Speichelröhre, ein Organ, das sich bei anderen Insekten nur in geringer Ausbildung findet und hier eine lang ausgezogene Papille der Mundhöhle ist, auf deren Spitze die Munddrüsen münden; die Mittelkiefer (I. Max) bilden auch hier Stechborsten, und die Unterlippe (Ul) umgibt das Ganze rinnenförmig, ähnlich wie bei den Schnabelkerfen. — Schließlich besitzen einige Insektenlarven paarige Saugrohre. Bei der Larve des gelbrandigen Schwimmkäfers (Dytiscus marginalis L.) sind die spitzigen Oberkiefer auf ihrer Innenseite mit einer tiefen Rinne versehen, deren Ränder sich übereinander legen, so daß in jedem Kiefer ein Kanal zustande kommt. Anders ist die Bildung bei der bekannten Larve der Ameisenjungfer (Myrmeleo), dem Ameisenlöwen (Abb. 184): hier haben ebenfalls die Oberkiefer (Mand) auf der Innenseite eine Rinne, die aber offen ist und durch die sich dicht anlegenden Mittelkiefer (I. Max) gedeckt und zum Rohr umgewandelt wird.

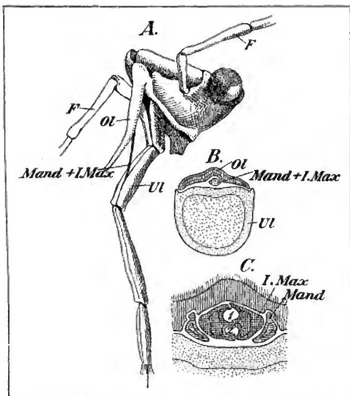


Abb. 181. Kopf einer Feldwanze (Pentatoma) von vorn und von der Seite (A).

F Fühler, *Ol* Oberlippe (abgehoben), *Mand* + *I. Max* die vier Stechborsten = Ober- + Mittelkiefer, *Ul* Unterlippe. *B* stellt einen Querschnitt durch Mundteile in der Höhe der Oberlippe dar, *C* zeigt den mittleren oberen Abschnitt des Querschnitts *B* stärker vergrößert. *1* Saugrohr, *2* Speichelrohr. Nach Nitsche.

Wir sehen also, in welch verschiedenartiger Weise die Saugrohre bei den Insekten gebildet werden können: durch die Oberlippe zusammen mit dem Oberkiefer oder der Speichelröhre (Fliegen), durch die Oberkiefer allein (Dytiscus-Larve), durch die Oberkiefer zusammen mit den Mittelkiefern (Ameisenlöwe), durch die Mittelkiefer allein (Schmetterlinge und Schnabelkerfe) und durch die Unterlippe mit den Mittelkiefern (Bienen). Die übrigen nicht zum Saugrohr verwendeten Mundwerkzeuge sind daneben mehr oder weniger deutlich vorhanden, wirken als Hilfs- oder Schutzapparate, sind selbständig geblieben oder zurückgebildet. Verstehen können wir diese Verhältnisse am besten durch die Annahme, daß sich der Saugapparat bei den einzelnen Gruppen unabhängig von anderen aus den Mundwerkzeugen der Urinsekten entwickelt hat, die sich offenbar in den beißenden Mundteilen der heutigen Insekten ziemlich unverändert erhalten haben.

Das Darmrohr der Insekten durchzieht den Körper nicht immer in gestrecktem Verlauf; oft ist es länger als der Körper und muß sich daher in der Leibeshöhle in Windungen legen. Es ist sehr schwierig, hier zu sagen, inwieweit die Länge des Darmes

mit der Beschaffenheit der Nahrung zusammenhängt, wie das ja bei höheren Wirbeltieren oft deutlich zutage tritt. Pflanzenstoffe, besonders Blätter oder gar Holzteile, sind ja bei weitem ärmer an Nährstoffen als Fleischkost; sie müssen daher in größerer Masse aufgenommen werden und erfordern schon aus räumlichen Rücksichten einen längeren und weiteren Darm; damit die in ihnen enthaltenen Nährstoffe besser ausgenutzt werden, ist eine große Oberfläche der Darmwand von Vorteil. Wenn z. B. bei den pflanzen- und mistfressenden Blatthornkäfern der Darm besonders lang ist, oder wenn bei der räuberisch lebenden Larve des Kolbenwasserkäfers (Hydrophilus piceus L.) der Darm gerade verläuft, bei dem fertigen Käfer aber, der sich von Pflanzen nährt, ein gewundenes Darmrohr vorhanden ist, so erscheint es als eine ganz einleuchtende Erklärung, daß die Länge des Darmes abnehme bei leichterer Verdaulichkeit der Nahrung. Aber es gibt mancherlei Ausnahmen: bei den pflanzenfressenden Schmetterlingsraupen z. B. ist der Darm gestreckt, aber allerdings sehr weit, bei den fertigen Faltern, die Blütennektar aufnehmen, ist er etwas gewunden, oder bei den fleischfressenden Laubheuschrecken ist der Darm im Verhältnis zur Körperlänge im allgemeinen länger als bei den pflanzenfressenden Grasheuschrecken. Wenn man aber bedenkt, daß die Larve des Kolbenwasserkäfers fast noch einmal so lang ist als der fertige Käfer (75 : 40 mm), und daß bei den Schmetterlingsraupen das Längenverhältnis im Vergleich zu den Faltern etwa ebenso ist (Weidenbohrer Cossus

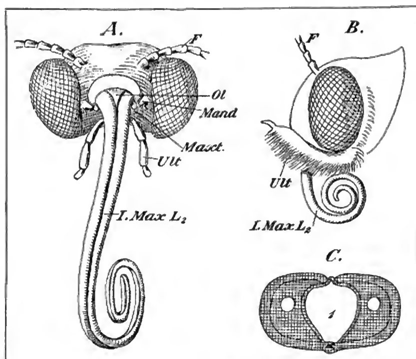


Abb. 182. Kopf eines Schmetterlings.
A von vorn; *B* von der Seite; *C* Querschnitt des Rüssels. *F* Fühler, *Ol* Oberlippe, *Mand* Reste vom Oberkiefer, *I. Max* L_2 innere Laden der Mittelkiefer, den Rüssel bildend (vgl. *C*), *Ult* Unterlippentaster, *1* Saugrohr. Teilweise nach Lang.

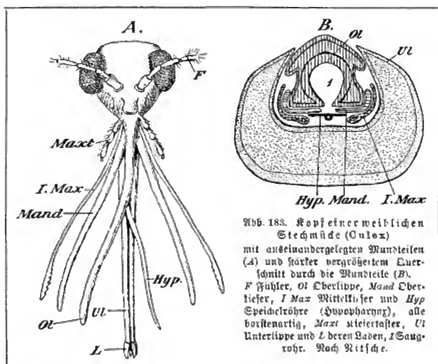


Abb. 183. Kopf einer weiblichen Stechmücke (Culex) mit auseinandergelegten Mundteilen (*A*) und stärker vergrößertem Querschnitt durch die Mundteile (*B*). *F* Fühler, *Ol* Oberlippe, *Mand* Oberkiefer, *I Max* Mittelkiefer und *Hyp* Speichelröhre (Hypopharynx), alle borstenartig, *Maxt* Kiefertaster, *Ul* Unterlippe und *L* deren Laden, *1* Saugrohr. Nach Nitsche.

cossus L., Raupe 100 mm, Falter 40 mm; Weidenspinner, Liparis salicis L., Raupe 40, Falter 22 mm), so ergibt sich, daß für die gleiche Körpermasse der gestreckte Darm der Larve doch noch länger ist als der gewundene des fertigen Insekts. Unter den Geradflüglern aber haben die mit gedrungenem Körper einen gewundenen, die mit schlankem Körper einen geraden Darm: zu ersteren gehören sowohl Fleisch-, wie Pflanzenfresser, neben den Laubheuschrecken auch die Grillen und Küchenschaben, und unter den letzteren steht neben den pflanzenfressenden Grasheuschrecken die räuberische Gottesanbeterin (Mantis). Außer der Körpergestalt kommen noch mancherlei Nebenumstände in Betracht, so daß es unmöglich wird, eine kurze, allgemeingültige Formel für die Erklärung der Mannigfaltigkeit zu geben. Wenn eine pflanzenfressende Larve von sehr nährstoffarmer Kost lebt und einen kurzen Darm besitzt, so daß sie die Nahrung nur ungenügend ausnützen kann, so muß sie eben entsprechend länger fressen, bis sie erwachsen ist. Die Generation der größeren in Holz lebenden Insekten ist immer mehrjährig, diejenige von Fleischfressern dagegen nur einjährig: so brauchen die Pappelböcke (Saperda carcharias L. u. populnea L.) zwei Jahre, der Heldbock (Cerambyx cerdo L.) drei bis vier Jahre zur Entwicklung vom Ei bis zum fertigen Insekt, die Raubkäfer aber, bei denen auch die Larven räuberisch leben, nur ein Jahr; der Weidenbohrer (Cossus cossus L.) hat eine zweijährige Generation,

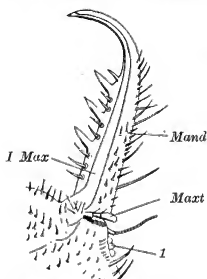


Abb. 184. Linke Kieferzange des Ameisenlöwen von unten. *Mand* Oberlippe, *I Max* Mittelkiefer, *Maxt* Kiefertaster, dahinter der Fühler, *1* Auge. Nach Leuckart-Nitsches Wandtafel.

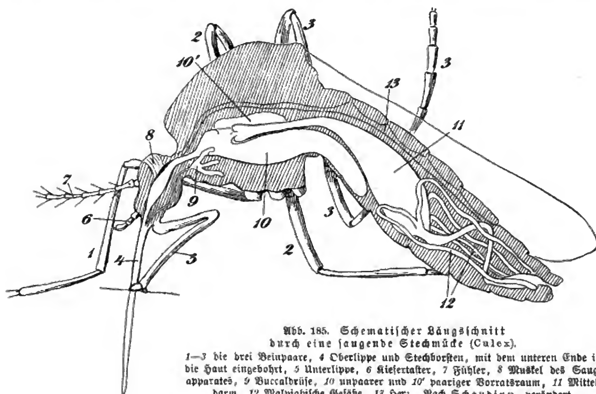


Abb. 185. Schematischer Längsschnitt durch eine saugende Stechmücke (Culex). *1—3* die drei Beinpaare, *4* Oberlippe und Stechborsten, mit dem unteren Ende in die Haut eingebohrt, *5* Unterlippe, *6* Kiefertaster, *7* Fühler, *8* Muskel des Saugapparates, *9* Buccaldrüse, *10* unpaarer und *10'* paariger Vorratsraum, *11* Mitteldarm, *12* Malpighische Gefäße, *13* Herz. Nach Schaudinn, verändert.

der gleich große Kiefernspinner (Lasiocampa pini L.) ist einjährig, und ebenso verhalten sich die Holzwespe (Sirex gigas L.) und die Hornisse (Vespa crabro L.) zueinander; ja eine amerikanische Zikade, deren Larve an Wurzeln saugt, soll sogar 17 Jahre

zu ihrer Entwicklung brauchen (Cicada septemdecim Fab.). Nur wenn bei zwei Insekten, einem pflanzen- und einem fleischfressenden, die Anforderungen, denen der Darmkanal zu genügen hat, etwa gleich sind, wenn die Tiere gleich groß, gleich lebhaft sind, wird man mit Sicherheit erwarten können, daß bei dem Pflanzenfresser Einrichtungen zu besonders gründlicher Ausnutzung reichlicherer Nahrung vorhanden sind, also ein weiterer und längerer Darm als beim Fleischfresser.

Man unterscheidet am Darmrohr der Insekten einen Vorder-, Mittel- und Enddarm. Daß Vorder- und Enddarm vom äußeren Keimblatt abstammen, wird allgemein anerkannt. Dagegen sind die Forscher über die Herkunft des Mitteldarms nicht einig: früher wurde er für entodermal gehalten; Heymons jedoch behauptet auf Grund genauer Untersuchungen, trotz der entgegenstehenden theoretischen Bedenken, die ektodermale Abstammung des Mitteldarmepithels.

Am Vorderdarm können sich eine Reihe von Differenzierungen finden (Abb. 185). An seinem Anfang münden die schon erwähnten Buccaldrüsen („Speicheldrüsen", 9) in einem oder mehreren Paaren; der auf dem Munddarm folgende Schlund kann sich in einen Kropf erweitern oder einen gestielten „Saugmagen" (10) tragen, und der Abschnitt unmittelbar vor dem Mitteldarm (11) bildet sich oft zu einem Kaumagen um. Der Enddarm beginnt an der Stelle, wo die sogenannten Malpighischen Gefäße (12) in den Darm münden.

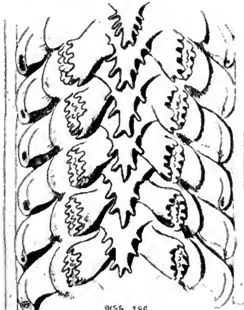


Abb. 186.
Ein Quadrant der Wandung des Kaumagens der Feldgrille (Gryllus campestris L.).

Bei Insekten, welche wenig, namentlich nur flüssige Nahrung aufnehmen, ist der Vorderdarm einfach gebaut und sehr eng; bei Fleisch- und Pflanzenfressern dagegen ist seine Weite bedeutender; hier ist er manchmal zu einem Kropf erweitert, der als Vorratsraum dient. Als solcher kann er natürlich bei Formen fehlen, die leicht jederzeit eine genügende Menge Nahrung finden, wie blatt- und mistfressende Käfer. Bei der Biene dient er als Honigmagen, in dem der gesammelte Honig aufgespeichert wird, um dann durch Erbrechen in die Honigzellen der Waben entleert zu werden. Auch der durch einen feinen Ausführungsgang mit dem Schlunde verbundene „Saugmagen" der Schmetterlinge, Netzflügler und Fliegen (Abb. 185) ist ein Reservoir für flüssige Nahrung und kein Saugorgan, wie man früher glaubte; an durchsichtigen Stechmücken läßt sich beobachten, wie er ebenso wie der Verdauungsmagen mit Blut angefüllt wird; wenn der Inhalt des letzteren aufgebraucht ist, wird dann durch Zusammenziehung des Hinterleibes der Vorrat aus dem „Saugmagen" allmählich herübergepreßt.

Ein Kaumagen findet sich naturgemäß nur bei Insekten mit festerer Nahrung, nicht bei Saugern; er kommt vielen Käfern, einer Anzahl Geradflüglern und manchen Ameisen zu. Die Chitinhaut ist in ihm streckenweise zu zahnartigen Leisten verdickt und dazwischen zu bürstenartigen Reibplatten umgewandelt (Abb. 186). Eine starke Muskelmasse vermag diese Teile gegeneinander in Bewegung zu setzen. Vielleicht dient diese Einrichtung weniger zum nochmaligen Zerkleinern der Nahrung als zum Durchkneten derselben mit Magensaft und weiterhin zum Abpressen der gelösten Nährstoffe von dem unverdaulichen

Rückstand. Diese Auffassung wird dadurch unterstützt, daß vom Kaumagen aus in den Mitteldarm ein sogenannter Trichter hineinragt, der einen Filtrierapparat wie beim Flußkrebs vorzustellen scheint und eine Beschädigung der Magenwände durch harte Nahrungsteilchen hindert, die gelösten Substanzen aber durchläßt.

Am Mitteldarm unterscheidet man oft zwischen einem vorderen erweiterten Abschnitt, dem Chylusmagen und einem engeren Chylusdarm. Durch die spärlichen vorliegenden Untersuchungen ist es wenigstens für eine Anzahl Insekten sichergestellt, daß der verdauende Magensaft durch den Zerfall von Zellen des Mitteldarmepithels entsteht. Beim Mehlwurm, der Larve des Mehlkäfers (Tenebrio molitor L.) und einigen Blatthornkäfern ist es immer nur ein Teil der Zellen des Epithels, der dazu verbraucht und durch neugebildete Zellen ersetzt wird; bei dem mit zelligen Anhangsschläuchen besetzten Chylusmagen des Kolbenwasserkäfers (Hydrophilus) wird in verhältnismäßig kurzen Zwischenräumen, etwa alle zwei Tage, das gesamte Darmepithel zur Bildung von Magensaft abgestoßen und von den Zellschläuchen aus durch Wucherung von Zellen erneuert. Dieser Magensaft wirkt beim Mehlwurm, nach den Untersuchungen von Biedermann, stark eiweißverdauend und enthält außerdem stärkelösende und fettzersetzende Fermente. Ähnlich wirkt das Mitteldarmsekret der Schmetterlingsraupen. Merkwürdigerweise, möchte man sagen, findet sich in ihm kein zelluloselösendes Mittel, wie es ja im Magensaft des Flußkrebses vorkommt und auch bei unseren Landschnecken (Helix, Limax) gefunden ist. Daher kann nur der Inhalt derjenigen Blattzellen verdaut werden, die beim Kauen angeschnitten und eröffnet sind; zu den meisten, noch von ihrer Zellulosemembran umschlossenen Zellen jedoch findet der Verdauungssaft keinen Zugang. Der Kot der Raupen z. B. besteht daher aus vielen kleinen Blattstückchen, die meist noch gut erhalten sind mit Ausnahme der Randzellen. Die aufgenommene Nahrung wird hier sehr unvollkommen ausgenutzt, und damit erklärt sich der außerordentliche Futterverbrauch der Raupen: frißt doch die Raupe des Kiefernspinners (Lasiocampa pini L.) nach Ratzeburgs Schätzung vom Ei bis zur Verpuppung im Durchschnitt 1000 Kiefernnadeln.

Im Mitteldarm findet auch die Resorption der verdauten Stoffe statt, und zwar scheinen nicht alle Teile desselben völlig gleichwertig zu sein; so wird beim Mehlwurm das Fett nur im vorderen und mittleren, nie jedoch im hinteren Abschnitt aufgenommen.

Die Blattläuse und Zikaden saugen Pflanzensäfte, die an Kohlehydraten (Stärke und Zucker) sehr reich, an Eiweiß dagegen verhältnismäßig arm sind. Nun kann der tierische Körper zwar bei reiner Eiweißnahrung bestehen, jedoch nicht bei Ernährung mit Kohlehydraten oder Fetten, die jene nur teilweise vertreten, aber nie ganz ersetzen können (vgl. oben S. 257). Damit nun jene Sauger zu der für ihr Wachstum notwendigen Eiweißmenge kommen, müssen sie einen großen Überschuß an Kohlehydraten mit aufnehmen, die dann durch den After wieder entleert werden. Die Extremente der Blattläuse, der „Honigtau", enthalten daher noch eine Masse verwertbarer Nährstoffe, namentlich reiche Mengen Zucker, nach einer Berechnung 22% der trocknen Substanz an Traubenzucker und 30% Rohrzucker. Auf blattlausbesetzten Gebüschen sammelt sich daher eine Menge von Kerbtieren, besonders Wespen und Fliegen, die den angetrockneten Honigtau gierig aufsuchen; ja die Ameisen wissen ihn sogar am Orte seines Austritts zu finden.

Eine besondre Art der Nahrungsaufnahme findet bei einigen Insektenlarven statt. Die Larven des gelbrandigen Schwimmkäfers (Dytiscus marginalis L.) sind kühne und gefräßige Räuber, die alle kleineren Lebewesen, die ihren Aufenthaltsort teilen, bis hinauf zu jungen Fischchen und Kaulquappen, anfallen und aussaugen mit Hilfe ihrer schon

geschilderten Oberkiefer (Abb. 187). Aber sie nehmen nicht etwa bloß die flüssigen Stoffe, Blut und Körpersäfte, aus ihnen auf; es bleibt vielmehr von einer Insektenlarve z. B. nichts übrig als die Chitinhaut. Die Larven lassen nämlich durch ihre Saugkiefer, die sie mit den scharfen Spitzen in die Beute einschlagen, einen braunen Saft, der ein eiweißlösendes Ferment enthält, in den Leib des Opfers eintreten. Der Saft kann, bei dem Fehlen von Buccaldrüsen, nur als erbrochener Magensaft angesprochen werden. Dadurch werden die Muskeln und die übrigen Weichteile der Beute gelöst, also außerhalb des

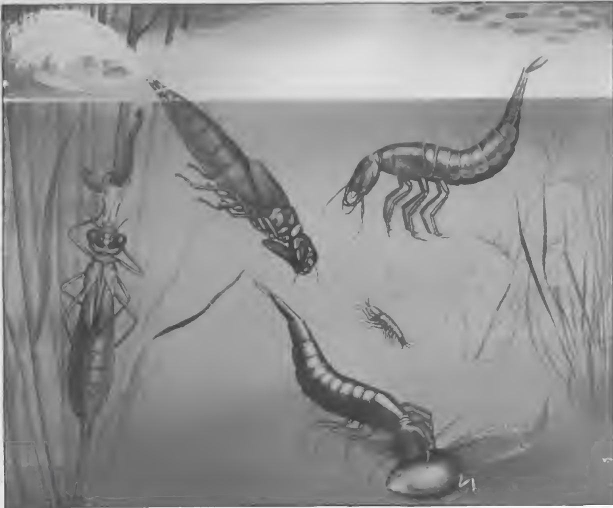


Abb. 187. Larven einer Libelle (Aeschna) links
und des gelbrandigen Schwimmkäfers (Dytiscus marginalis L.) rechts.

Die eine Libellenlarve hat mit ihrer vorgeschleuderten Unterlippe einen Egel ergriffen, die andre schwimmt unter kräftigem Ausstoßen des Atemwassers einer Wasserassel nach. Die obere Schwimmkäferlarve zeigt die Ruhestellung, mit den endständigen Luftlöchern (Stigmen) an der Wasseroberfläche, die untere bohrt ihre Kiefer in eine Kaulquappe.

Körpers der räuberischen Larve verdaut, und die gelöste Substanz eingesogen und im Darm resorbiert. Der gleiche Vorgang scheint sich beim Ameisenlöwen abzuspielen, der ebenfalls seine Beutetiere völlig aussaugt bis auf die unverdaulichen Reste. Mit dieser Art der Ernährung hängen noch einige Besonderheiten im Bau unserer Larve zusammen: die Mundöffnung zwischen den Kiefern ist zwar vorhanden, aber außerordentlich eng, da sie ja mit der Nahrungsaufnahme nichts zu tun hat; der Mitteldarm aber ist hinten blind geschlossen und tritt erst während der Verwandlung der Larve zum fertigen Insekt, also im Puppenzustand mit dem Enddarm in Verbindung; die geringen Mengen unverdaulicher und ausgeschiedener Stoffe, die sich am Ende des Blindsacks ansammeln, werden erst nach der Verwandlung nach außen entleert.

Ein ähnlicher Zustand des Mitteldarms besteht bei den Larven der höheren Hymenopteren: der Ameisen, Wespen und Bienen. Diese Larven werden durch erwachsene Tiere, die Arbeiterinnen, gefüttert, und es ist für die Honigbiene nachgewiesen, daß das Futter der Königinnen-Larven aus einem homogenen dicklichen Saft besteht, der durch den Verdauungssaft des fütternden Tieres schon völlig gelöst und daher von Pollenkörnern und anderen festen Bestandteilen frei ist und sofort resorbiert werden kann; ebenso ist das Futter der übrigen Larven wenigstens in den ersten vier Tagen beschaffen; weiterhin ist es nur unvollkommen verdaut und enthält noch zahlreiche Pollenkörner. Die Reste, die von solchem Futter bleiben, sind so unbedeutend, daß ihre Entleerung während der Larvenzeit nicht notwendig ist.

Der Enddarm ist bei den Käfern und Schnabelkerfen von einem typischen Drüsenepithel ausgekleidet. Die meisten übrigen Insekten dagegen besitzen einen kutikularen Überzug der Enddarmwand; dagegen bildet diese hier eine wechselnde Anzahl von Ausstülpungen, die ein Drüsenepithel tragen: es sind die sogenannten Rektaldrüsen. Sie haben offenbar die gleiche Aufgabe wie das Enddarmepithel der Käfer und Schnabelkerfe, nur sind die Drüsenzellen hier der direkten Berührung mit den Exkrementen und damit der Verletzung durch darin enthaltene Hartteile entzogen. Vielleicht sind die Sekrete des Enddarms und seiner Drüsen für die Bildung der Exkrementballen von Bedeutung; Genaueres ist darüber nicht bekannt.

Die Spinnentiere haben nur zwei Paare von Mundwerkzeugen, die Kieferfühler (Cheliceren) und die Kiefertaster (Pedipalpen). Diese treten zwar nicht in solchem Gestaltenreichtum auf wie die Mundwerkzeuge der Insekten; immerhin aber zeigen sie große Verschiedenheiten in der Ausbildung. Zu scherenartigen Beißwerkzeugen sind die Cheliceren der Skorpione gestaltet, während die Pedipalpen bei ihnen mächtige Fangscheren zum Ergreifen der Beute bilden, die an Krebsscheren erinnern. Bei den Spinnen tragen die Kieferfühler ein einschlagbares klauenartiges Endglied, auf dessen scharfer Spitze die Giftdrüsen münden: sie bilden das Werkzeug, um die Beute zu töten; das Basalglied der Kiefertaster trägt, wie in vielen andren Fällen, eine beißende Lade, der übrige gegliederte Teil dient als Tastorgan. Bei den Milben begegnen uns allerhand Übergänge von beißenden zu stechend-saugenden Mundteilen, deren Grundlage auch stets durch die beiden Kieferpaare gebildet wird.

Der fast gerade, nur in der Medianebene gebogene Darm zerfällt bei den Spinnentieren in Vorder-, Mittel- und Enddarm, und der Mitteldarm ist durch seine Neigung zur Bildung blindsackartiger Ausstülpungen ausgezeichnet, die durch ihre reiche Entwicklung die größte Masse der Eingeweide ausmachen und sich vielfach bis in die Anfangsglieder der Beine erstrecken; bei den Spinnen, wo der Mitteldarm durch den engen Stiel zwischen Kopfbrust und Hinterleib in zwei Abschnitte zerfällt, trägt jeder dieser beiden solche Anhänge. Die Blinddärme sind nicht einfache Drüsen, wofür man sie früher ansah, sondern sie bilden zusammen mit dem Mittelstück den verdauenden Darm; neben der sekretorischen kommt ihnen auch aufsaugende Tätigkeit zu, und die gelösten Nährstoffe gelangen bis in ihre letzten Enden hinein; schon dadurch wird die Nahrung weit im Körper verbreitet. Die Skorpione, Afterspinnen und Spinnen ernähren sich ausschließlich von tierischen Stoffen, hauptsächlich von lebenden Tieren, die Milben dagegen nehmen z. T. auch pflanzliche Nahrung ein. Die Aufnahme und Verarbeitung der Nahrung ist verschieden. Bei den Skorpionen und Afterspinnen wird die Beute zerkaut; aber da der Schlund sehr eng ist, muß sie fein zerkleinert werden; in die Magenblindsäcke gelangen

keine festen Nahrungsteilchen, sondern nur die durch den Verdauungssaft gelösten Stoffe. Die Spinnen dagegen beißen nur in die Beute ein, um sie dann mit Hilfe des Saugapparats, der am Ende ihres Vorderdarms liegt, auszusaugen; aber sie saugen dabei nicht etwa nur Blut und Säfte ihrer Beutetiere; sondern durch die Wunde fließt ein verdauendes Sekret, höchstwahrscheinlich der fermentreiche Mitteldarmsaft, in das Opfer und löst dessen verdauliche Teile auf; die gelösten Stoffe werden dann eingesaugt: also eine Verdauung vor dem Munde, wie bei Schwimmkäferlarve und Ameisenlöwen. Das ergibt sich mit Sicherheit aus den Beobachtungen Reys an der Vogelspinne (Mygale avicularia L.): diese tötete eine kleine Eidechse mit dem Gift ihrer Kieferdrüsen, zerfleischte sie förmlich durch Einschlagen ihrer Kiefer, von vorn nach hinten fortschreitend, und saugte dann die gelösten Teile auf: es blieben nur Schuppen und Knochen zurück.

d) Die Ernährung der Weichtiere.

Etwa die gleiche Höhe in der Ausbildung des Verdauungsapparates, die wir bei den Gliederfüßlern finden, tritt uns auch bei den Weichtieren entgegen: ja in ihren höchststehenden Formen, den Tintenfischen, übertreffen sie jene hierin noch um ein Bedeutendes.

Nach der Art ihrer Ernährung können wir die Weichtiere in zwei große Gruppen sondern, Strudler und Packer. Strudler sind nur die Muscheln, langsame, stumpfsinnige Tiere, die stets nur eine verhältnismäßig geringe Bewegungsfähigkeit besitzen, wenn sie nicht gar, festgewachsen oder in Höhlungen eingebohrt, gänzlich an die Stelle gebannt sind. Ihnen gegenüber sind alle übrigen Weichtiere Packer, mit Ausnahme der wenigen Arten, die zur parasitischen Lebensweise übergegangen sind.

Die Organe, die bei den Muscheln den nahrungbringenden Wasserstrom erzeugen, sind die gleichen, die bei den übrigen Weichtieren als Kiemen tätig sind; aber im Zusammenhang mit ihrer Rolle bei der Nahrungszufuhr sind die Muschelkiemen unvergleichlich mächtiger ausgebildet als die der Schnecken und Tintenfische und haben eine bedeutendere Größe, als es das Sauerstoffbedürfnis der trägen Tiere erfordern würde. Am hinteren Körperende klaffen die Ränder der beiden Mantelhälften, die sonst hier aneinander schließen, in einen doppelten Spalt auseinander, wovon der obere in den Kloakenraum, der untere in die Kiemenhöhle führt. Bei manchen Formen sind die Mantelränder um jeden dieser Spalte, und oft noch in größerer Ausdehnung, verwachsen, und oft sind dann die Ränder der Spalte zu Röhren von verschiedener Länge, den Siphonen (Kloaken- und Atemsipho) ausgezogen (Abb. 188 u. 189). Das Schlagen der reichlichen Wimpern auf den Kiemen bewirkt, daß ein Wasserstrom durch den Atemsipho eintritt. Das Wasser tritt in die beiden Kiemenräume ein und strömt zwischen den Kiemenfilamenten hindurch in den intralamellaren Raum der Kiemen, der mit dem Kloakenraum Verbindung hat (Abb. 190, vgl. unten); dabei werden durch die starken Randwimpern der Kiemenfilamente die mitgebrachten Fremdkörper und Nahrungsteilchen vom Atemwasser abfiltriert; sie werden mit einer Schleimhülle umgeben und durch die Tätigkeit besonderer Wimperzüge zu den Mundlappen gebracht, die zu beiden Seiten der Mundöffnung stehen. Die Mundlappen tragen parallele Leisten, auf denen in gewissen streifenförmigen Zonen die Wimpern gegen den Mund zu schlagen, während sie auf anderen Zonen einen Strom vom Munde weg erzeugen; durch Aufrichten oder Anlegen dieser Leisten kann die eine oder andre Schlagrichtung wirksam werden. An der Mundöffnung sammeln sich die herbeigestrudelten Teilchen an und werden von Zeit zu Zeit aufgenommen, indem das

Tier seinen Mund öffnet und sie einschluckt. Nimmt die Muschel keine Nahrung mehr, so können die Teilchen durch die abführende Wimperströmung der Mundlappen dem vor den Kiemen gelegenen Kloakenraum zugeführt und mit dem veratmeten Wasser ausgestrudelt werden. Die Mundlappen üben aber keine Auswahl, sondern führen alles, auch unverdauliche Kohle- und Farbstoffkörnchen, dem Munde zu; widrig schmeckende Stoffe dringen gar nicht bis zum Munde, sondern veranlassen sofort, wenn sie auf die Sinneszellen der Kiemenblätter reizend wirken, ein Zusammenziehen der Schließmuskeln und werden dadurch mit dem Überschuß des im Kiemenraum vorhandenen Wassers ausgestoßen. Da die Ein- und Ausfuhröffnung dicht beieinander liegen, so ist die Ernährung

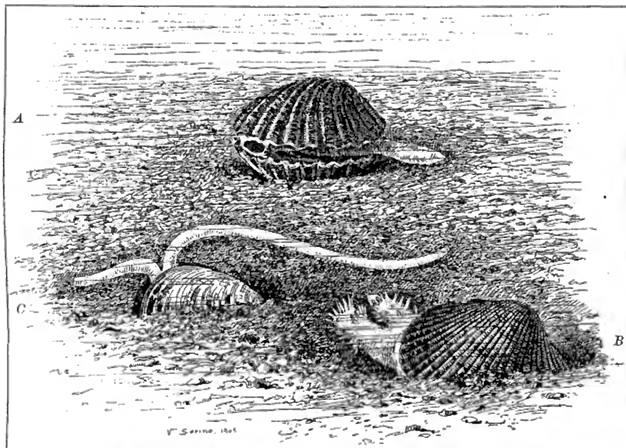


Abb. 188. Muscheln mit verschieden ausgebildeten Siphonen.
A Cardita calyculata L. (Siphonen links, nach rechts ist der Fuß ausgestreckt),
B Herzmuschel, Cardium edule L., C Scrobicularia piperata Gm.

der Muschel auch dann unbehindert, wenn sie mit dem Körper in Schlamm oder Sand vergraben liegt, oder in Fels oder Holz eingebohrt ist, wenn nur das Hinterende mit den beiden Öffnungen, oder die Enden der Siphonen allein in das freie Wasser ragen. Andererseits ist eine Wiederaufnahme der durch den Kloakenspalt ausgestoßenen Exkremente dadurch verhindert, daß das Wasser hier mit größerer Gewalt ausströmt und jene festen Teilchen mitreißt; bei einer Flußmuschel von 7,5 cm Länge werden, nach Wallengrens Versuchen, durch das Auswurfswasser Karminteilchen 40 cm weit fortgetrieben, während solche durch den Atemsipho erst eingesaugt werden, wenn sie bis auf 1,5 cm in die Nähe seiner Mündung kommen.

Die herbeigestrudelte Nahrung besteht aus winzigen Zerfallpartikeln und kleinsten Lebewesen; daher ist eine vorbereitende Verarbeitung derselben völlig überflüssig. Den Muscheln fehlt demnach, in Abweichung von allen andern Weichtieren, jegliche Kau-

einrichtung, und in ihren Vorderdarm ergießt sich kein Drüsensekret. Der Schlund führt in den erweiterten Magen. In diesen ragt, als gallertiges Absonderungsprodukt einer röhrenartigen Magenausstülpung, der sogenannte Kristallstiel hinein; seine Substanz ist eiweißartig und enthält vielleicht ein Ferment. Trotz zahlreicher Untersuchungen ist die Bedeutung dieses Organs noch strittig. In den Magen mündet mit zwei Öffnungen ein sackartiger Anhang von großer Ausdehnung, die sogenannte „Leber"; nach Analogie mit den Verhältnissen, die wir bei den Schnecken kennen lernen werden, ist es höchst wahrscheinlich, daß hier der Verdauungssaft abgesondert wird und zugleich ein Teil der Resorption der gelösten Nährstoffe hier stattfindet. Der verhältnismäßig lange Darm, der wohl auch an der Resorption teilnimmt, mündet in den Kloakenraum, von wo die Exkremente mit dem veratmeten Wasser durch den Kloakensipho nach außen gelangen.

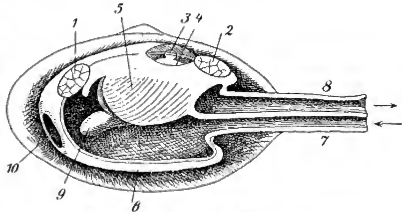


Abb. 189. Klaffmuschel (Mya arenaria L.) mit aufgeschnittenem Mantelraum.
1 und 2 vorderer und hinterer Schließmuskel, 3 Herzkammer, 4 Vorhof, 5 Kieme, 6 Mantelränder, die miteinander verwachsen sind bis auf den Fußschlitz (10) und die Mündungen der hier miteinander verbundenen Siphonen, des Atemsipho 7 und des Kloakensipho 8, 9 Fuß. Nach Goette.

Von den übrigen Weichtieren sollen uns nur die beiden großen Abteilungen der Schnecken und Tintenfische beschäftigen. Die Beschaffenheit des Darmkanals ist bei ihnen in den Grundzügen die gleiche wie bei den Muscheln; aber in Anpassung an die festere Nahrung ist der Anfang des Schlundes zu einem muskulösen Schlundkopf oder Pharynx umgewandelt und mit Kauorganen, nämlich einem Zungenwulst mit Reibplatte und einem „Kiefer", oder einem Paar von solchen, ausgerüstet, und es münden besondere Drüsen, die Speicheldrüsen oder besser Buccaldrüsen, in den Schlund.

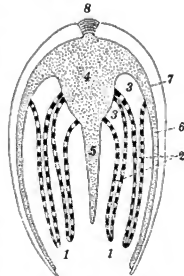


Abb. 190. Schematischer Querschnitt durch eine Muschel.
1 Kiemenraum, 2 intralamellarer Raum der Kiemen, 3 supra-branchialer Raum, der mit dem Kloakenraum zusammenhängt, 4 Rumpf, 5 Fuß, 6 Mantel, 7 Schale, 8 Schloßband.

Bei den Schnecken ist das Vorderende häufig mit einer verlängerten Schnauze versehen, auf deren Spitze der Mund liegt, oder es ist ein einziehbarer Rüssel vorhanden, der aus der Mundöffnung ausgestülpt werden kann; bei manchen Arten kann di ser sehr lang sein, ja mitunter sogar die Länge des Tieres übertreffen. So ausgerüstete Schnecken sind Raubtiere. Schnell bewegliche Beute, wie Krebse und Fische, wird ja von ihnen nicht gefährdet; sie halten sich hauptsächlich an die trägen Seesterne, die Seegurken und die Muscheln — manche von ihnen, wie die Wellhornschnecke (Buccinum), Stachelschnecke (Murex), Purpu schnecke (Purpura) und Nabelschnecke (Natica) sind verhaßte Feinde der Austernparks. Ihren Beutetieren kommen sie bei, indem sie die kalkige Haut, den Panzer oder die Schale durchbohren oder auch die Muschelschalen aufklemmen durch einen eingepreßten Zahn ihres Gehäuses und durch die geschaffene Öffnung den Rüssel einsenken und die Weichteile auffressen. Das Vorhandensein eines Rüssels weist also auf die räuberischen Gewohnheiten seines Besitzers hin.

Der Schlundkopf kommt durch starke Verdickung der Muskelwand des Schlundes zustande. Hier finden wir ventral den Zungenapparat und dorsal den oder die Kiefer, hier münden auch die Buccaldrüsen. Die Größe des Schlundkopfes wechselt je nach der Aufgabe, die er erfüllt. Wo ihm, bei Anwesenheit eines Rüssels, nur geringe Leistungen zugemutet werden, ist er klein; wo ein Rüssel fehlt, ist er meist größer. Seine höchste Ausbildung erlangt er dort, wo der ausgestülpte Zungenapparat als Fangwerkzeug dient, wie bei den Raublungenschnecken, der Gattung Testacella (Abb. 191B und C) und der auch bei uns vorkommenden Daudebardia, die sich von andern Schnecken und von Regenwürmern nähren; hier kann der Schlundkopf die halbe Länge des Tieres erreichen, ja sogar sie übertreffen.

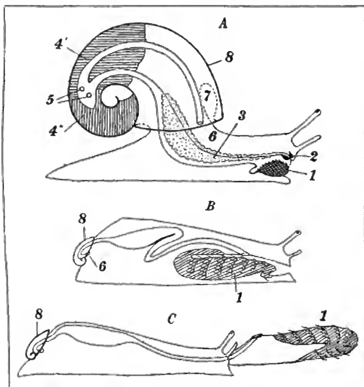


Abb. 191. Schema des Darmkanals bei Helix (A) und Testacella (B und C).

1 Zungenwulst (in C ausgestülpt) mit der Reibplatte, 2 Kiefer, 3 Buccaldrüse, 4 und 4' Mitteldarmsäcke, 5 deren Mündungen in den Darm, 6 After, 7 Mantelhöhle, 8 Schale.

Am Boden des Schlundkopfes befindet sich ein länglicher polsterartiger Wulst, der im Innern eine Anzahl knorpelartiger Körperchen enthält und durch Versorgung mit reichlicher, verschieden gerichteter Muskulatur eine größere Beweglichkeit bekommt. Diesem Polster, dem Zungenwulst, liegt ein eigenartiges Gebilde fest auf, die Reibplatte oder Radula (Abb. 191). Sie besteht aus einer chitinigen Haut, auf welcher zahlreiche harte Chitinzähne, mit der Spitze rückwärts gerichtet, in Längs- und Querreihen regelmäßig angeordnet stehen, und bildet so ein raspelartiges Werkzeug (Abb. 192). Der Zungenwulst kann aus dem Munde hervorgestoßen und wieder eingezogen werden und mit ihm die Reibplatte; die Tätigkeit des Apparats läßt sich mit dem Lecken einer Katze vergleichen, nur ist das Tempo der Bewegung langsamer. Man kann ihn in Funktion beobachten bei einer Teichschnecke (Limnaea), die den Algenbelag einer Aquariumsscheibe abweidet, oder man kann solche leckende Bewegungen leicht bei ihr hervorrufen, indem man mit einer Pipette eine 10—20prozentige Traubenzuckerlösung gegen den Kopf der an der Glaswand kriechenden Schnecke fließen läßt. Wenn in einem „Schneckengarten", wo Weinbergschnecken (Helix pomatia L.) für den Gebrauch als Speise gemästet werden, gefüttert wird, verursacht das Raspeln der vielen tätigen Reibplatten ein Geräusch, als ob ein Regen niederfiele.

Die Form und Anordnung der Zähne auf der Reibplatte ist sehr mannigfaltig und meist bei verwandten Schnecken sehr ähnlich; sie ist daher für die systematische Zusammengehörigkeit der Gattungen von großer Wichtigkeit. Andrerseits steht die Beschaffenheit der Reibplatte im engsten Zusammenhang mit den Anforderungen, die die Ernährungsweise des Tieres an ihre Leistungen stellt; denn ihre Wirkungsweise ist verschieden, je nachdem die Zähne groß und spitz oder klein und stumpfer, spärlich oder zahlreich sind.

Bei den Fleischfressern, wo es nicht darauf ankommt, die Kost fein zu zerreiben, sind die Zähne groß, spitz und gering an Zahl, bei den Pflanzenfressern klein und meist sehr zahlreich, und die ganze Radula ist breit. Letzteres gilt z. B. für die meisten unserer Lungenschnecken, wie **Helix** (Abb. 192 A), **Arion**, **Limnaea**. Bei manchen **Helix**-Arten steigt die Zahl der Zähne bis zu 40000, bei gewissen pflanzenfressenden Meeresnacktschnecken aus der Gruppe der Pleurobranchiden sogar bis 70000, während deren Ordnungsgenossen, die räuberischen **Aeolis**-Arten, nur 16 Zähne auf der Radula haben. Da, wo ein Rüssel vorhanden ist, hat die Radula meist nur nebensächliche Bedeutung; wo sie aber für die Bewältigung lebender Beute eine Rolle spielt, wie bei den räuberischen Schwimmschnecken des Meeres (Heteropoden), ist sie ausgedehnt, und die Einzelzähne sind groß und sehr spitz (Abb. 192 B). Bei den Giftschnecken, zu denen die prächtigen Kegelschnecken (**Conus**) gehören, stehen nur drei Zähne in einer Querreihe; sie sind groß, nach vorn gerichtet und jeder von einem Kanal durchbohrt, in dem der Ausführgang einer Giftdrüse mündet; eine Verwundung mit diesen Zähnen vermag kleinere Tiere zu töten und auch beim Menschen heftige Entzündungen hervorzurufen.

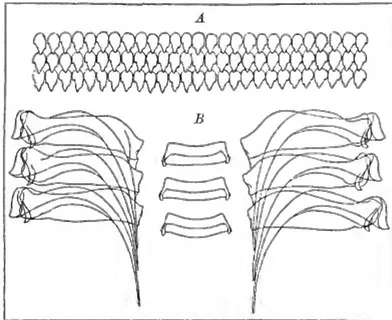


Abb. 192. 3 Zahnreihen aus den Reibplatten von Schnecken.
A von der Weinbergschnecke (**Helix pomatia L.**) (es ist nicht die ganze Breite der Reihen gezeichnet),
B von einer Schwimmschnecke (**Carinaria mediterranea Pér. Les.**).
A 75fach, *B* 15fach vergrößert.

Die Reibplatte wird in einer taschenförmigen Einsenkung, der Radulatasche, gebildet, die hinter dem Zungenpolster am Grunde des Pharynx liegt; die Epithelzellen dieser Tasche sind der Mutterboden teils für die Grundmembran, teils für die Zähne. Der Bildungsprozeß geht auch beim fertigen Tier weiter, und in dem Maße, wie die Reibplatte durch den Gebrauch abgenutzt wird, findet ein Ersatz derselben von hier aus statt. Meist ist die Radulaplatte kürzer als der Schlundkopf, entsprechend einer langsamen Abnutzung der Radula; bei jenen Schnecken aber, die in der Brandungszone den dünnen, oft kalkhaltigen tierischen und pflanzlichen Bewuchs von der felsigen Unterlage abweiden, wie **Patella** und **Littorina**, geschieht die Abnutzung viel schneller als bei Blatt- und Fleischfressern, und damit erklärt sich, daß hier zu ausgiebigem und schnellem Ersatz der Reibplatte die Radulatasche eine bedeutende Länge erreicht, ja zuweilen die Körperlänge weit übertrifft und dann spiralig aufgerollt ist.

Der Kiefer, der an der dorsalen Wand des Schlundkopfes liegt, besteht entweder aus einem oder aus zwei symmetrisch gelegenen Stücken und ist nichts als eine lokale Verdickung des kutikularen Wandüberzugs. Er dient dem Zungenapparat als Widerlager und bewirkt ein Durchreißen oder Abschneiden des Bissens, wenn er durch den Ringmuskel des Schlundkopfes gegen die Reibplatte gepreßt wird. Bei den Lungenschnecken steht die Bewehrung von Radula und Kiefer gewöhnlich in umgekehrtem Verhältnis. Die

Agnathen (Testacella, Daudebardia) mit gewaltig bewaffneten Reibplatten haben gar keine oder nur rudimentäre, glatte Kiefer. Bei den echten Pflanzenfressern, wie Helix und Arion, sind die Kiefer kräftig entwickelt und mehr oder weniger stark gerippt, die Radula hat viele, aber kleinzackige Zähne. In der Mitte stehen Vitrina, Hyalina und Limax, die vorwiegend Fleischfresser sind; sie haben am Rande der Radula die großen Hakenzähne der Agnathen und einen glatten Kiefer mit einem Mittelzahn.

Zur Bewältigung der Beute dienen bei den Raubschnecken meist auch die Buccaldrüsen. Der Name „Speicheldrüsen" für sie ist deshalb verfehlt, weil sie, so weit das untersucht ist, keine nennenswerten Mengen von Ferment enthalten, auch bei den Pflanzenfressern nicht und daher nicht in direkter Beziehung zur Verdauung stehen wie die Speicheldrüsen der Säugetiere. Die Meeresschnecken können dies Sekret meist willkürlich entleeren: die Drüsen sind mit einem starken Muskelmantel versehen, dessen Kontraktion bei der Tonnenschnecke (Dolium) die Absonderung in der Luft einen halben Meter weit fortspritzen kann. Bei den räuberischen Heteropoden enthält das Sekret wahrscheinlich ein spezifisches Gift zur Betäubung der Beute. Bei manchen Meeresschnecken dagegen ist es durch seinen hohen Säuregehalt ausgezeichnet: der Zoologe Troschel machte bei einem Aufenthalt in Messina die merkwürdige Beobachtung, daß ein großes Dolium galea L. einen Saft von sich gab, der auf dem Marmor des Fußbodens ein starkes Aufbrausen verursachte; die nähere Untersuchung zeigte, daß dieser Saft aus den Buccaldrüsen stammte und reichlich freie Schwefelsäure enthielt. Diese Entdeckung wurde mehrfach bestätigt: bei Dolium, Cassis und ihren Verwandten hat man im Speichel 2—4, ja fast 5% Schwefelsäure nachweisen können; bei Tritonium dagegen ist er reich an einer organischen Säure, der Asparaginsäure. Durch Reizen kann man solche Schnecken zum Ausspritzen dieses Saftes veranlassen, und wenn das Wasser, in dem sie sich befinden, durch Lackmusfarbstoff blau gefärbt wurde, sieht man dann eine rote Wolke vom Munde der Tiere ausgehen, da die Säure den Farbstoff rötet. In den Magen gelangt diese Säure nicht; denn dort findet man oft Kalkstückchen von Seesternschalen u. dgl., die nicht aufgelöst oder in schwefelsauren Kalk verwandelt sind. Das Sekret dient vielmehr einmal zur Betäubung von Beutetieren: Seesterne z. B. werden durch schwache Säure bewegungslos. Von Wichtigkeit ist es aber besonders, daß das saure Sekret den Panzer von Seesternen und Muscheln und die kalkreiche Haut der Seegurken angreift und den Kalk entweder löst (Asparaginsäure) oder in krümeligen Gips verwandelt (Schwefelsäure), welcher der Radula keinen nennenswerten Widerstand entgegensetzt.

Die aufgenommene Nahrung gelangt bei unserer Weinbergschnecke, die am eingehendsten, besonders neuerdings von Biedermann und Moritz, untersucht worden ist und uns deshalb als Objekt für die weitere Schilderung dienen soll, in einen erweiterten Darmteil, den Vormagen oder Kropf. Etwas weiter zurück liegt der blindsackförmige eigentliche Magen, der durch die Einmündung zweier großer, vielverzweigter Säcke, der sogenannten Lebern oder besser Mitteldarmsäcke, gekennzeichnet ist (Abb. 191 A). In diesen Säcken wird von besondern Zellen, den sogenannten Fermentzellen, eine Flüssigkeit abgesondert, die sich durch ihren Gehalt an Fermenten als Verdauungssaft erweist; sie gelangt in den Vormagen und verwandelt dort Stärke in Zucker, zersetzt Fett und löst Zellulose auf. So vorbereitet, kommt der Speisebrei in den Magen, von wo aus die gelösten Stoffe und mit ihnen auch feine Teilchen ungelöster Nahrung in die Mitteldarmsäcke eingepreßt werden, ein Vorgang, der nach Entfernung der Schale unmittelbar beobachtet werden konnte. Wie die Bildung des Verdauungssaftes, so geschieht in den Mittel-

darmsäcken auch die Resorption der gelösten Stoffe, und zwar durch eine andere Zellart, die Resorptionszellen; das aufgenommene Fett wird teils in Speicherzellen, teils in dem Bindegewebe um die „Leber" angehäuft; außerdem enthält die Wand der Säcke Vorräte an Glykogen und Kalk. Nur die Aufnahme der Eiweißstoffe geschieht auf andre Weise. Der Darmsaft löst Eiweiß bei den Versuchen im Reagenzglas nicht; dagegen umgreifen die Zellen der Mitteldarmsäcke Eiweißteilchen, z. B. Chlorophyllkörner, die in ihre Nähe gelangen, mit ihrem Plasma wallartig und verdauen sie intrazellular; bei einer Meeresnacktschnecke, Calliphylla, sind, wie Brüel angibt, nach einer reichlichen Mahlzeit diese Zellen so gefüllt, daß die Säcke dunkelgrün aussehen. Die unverdauten Reste werden von den Zellen ausgestoßen und durch die Wimperung des Magens und Darms nach außen befördert. So sind die Mitteldarmsäcke nicht bloß absondernde Organe, Drüsen, sondern auch Resorptionsorgane, ebenso wie bei den höheren Krebsen; wie dort hat auch hier die Verlegung der Sekretion und Resorption in Anhangssäcke des Darmkanals den günstigen Erfolg, daß die zarten Zellen, denen diese Verrichtungen obliegen, nicht durch feste, scharfkantige Futterteilchen verletzt und geschädigt werden können.

Bei der Weinbergschnecke scheint der auf den Magen folgende Darmabschnitt nicht an der Resorption der verdauten Nahrung beteiligt zu sein. Bei anderen Schnecken aber wird ihm wahrscheinlich neben den Mitteldarmsäcken ein Anteil an der Resorptionsarbeit zukommen; es wäre sonst nicht erklärlich, warum dieser Darmteil bei manchen Schnecken bedeutend verlängert und mehrfach in Windungen gelegt ist, und zwar gerade bei solchen, die eine magere und nährstoffarme Kost haben wie Käferschnecken (Chiton) und Napfschnecken (Patella) und bei denjenigen, wo Seetang einen regelmäßigen Teil der Nahrung bildet. Es ist anzunehmen, daß die Vermehrung der Darmoberfläche eine gründlichere Auffaugung der brauchbaren Stoffe gestattet; kommt doch auch bei den Säugern den Pflanzenfressern im allgemeinen ein längerer Darm zu als den Fleischfressern.

Die meisten Schnecken zeigen in der Anordnung des Darmes ähnliche Verhältnisse wie die Weinbergschnecke. Nur bei den Nacktkiemern unter den Meeresnacktschnecken liegen die Dinge etwas anders. Hier trägt der an sich kurze Darm zwei oder drei vielverzweigte Äste. Sie spielen wahrscheinlich die Rolle der Mitteldarmsäcke, d. h. sie sind gleichzeitig sezernierende und resorbierende Organe; aber man findet sie stets mit Futter gefüllt, so daß offenbar auch die Verdauung in ihnen stattfindet. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß sich hierin ein primitiver Zustand des Weichtierdarmes bei dieser sonst so vielfach abgeänderten Gruppe erhalten hat. Die Aufnahme von Nahrungsteilchen ins Innere der Zellen der Darmäste wurden bei Calliphylla, wie oben schon angeführt, nachgewiesen. — Bei anderen Meeresnacktschnecken ist ein Abschnitt des Vorderdarmes zu einem Muskelmagen umgebildet, der an der Innenwand mit kutikularen Zähnen oder Kieferplatten ausgestattet ist und bald zur Zerkleinerung der pflanzlichen Nahrung wie bei den Meerhasen (Aplysia), bald (bei Bulla) zum Zermalmen der Schalen von gefressenen Muscheln dient.

Die am höchsten entwickelten Weichtiere, die Tintenfische, übertreffen die übrigen auch in der Organisation des Darmkanals (Abb. 193). Sie sind durchweg räuberische Tiere. Hinter der Mundöffnung, die von den starken, saugnapfbewehrten Fangarmen umgeben ist, steht der Schlundkopf. Seine zwei kräftigen, von oben nach unten gegeneinander wirkenden Kiefer verschließen jene mit ihren ziemlich scharfen Spitzen; sie erinnern in ihrer Form an einen umgekehrten Papageienschnabel. Da ihre Schneiden nicht aufeinander treffen,

sondern der Oberkiefer tief in den Unterkiefer hinabtaucht, so sind sie zum Zerschneiden der Beute wenig geeignet, sondern dienen zum Festhalten derselben und bei Krebsen zum Eröffnen des Panzers; wer ihre Kraft am eigenen Finger gespürt hat, weiß, daß sie tüchtig packen können. Zwischen und hinter den Kiefern enthält der Schlundkopf einen Zungenapparat mit Reibplatte, die ähnlich wie bei den Schnecken gebaut ist. In den Schlundkopf mündet der Reibplatte gegenüber der unpaare Ausführgang der ein oder zwei Paare Buccaldrüsen. Ob das Sekret dieser Drüsen eine verdauende Wirkung hat, ist bei den vielfach widersprechenden Angaben der Forscher noch unentschieden; sicher ist, daß dasjenige der hinteren Speicheldrüsen bei den Achtfüßern eine Giftwirkung auf die Beute ausübt: der Octopus drückt eine ergriffene Krabbe gegen den Mund, sein Körper zieht sich drei- bis viermal konvulsisch zusammen, und wenn man ihm jetzt die Beute entreißt, zuckt sie noch ein wenig und ist tot, ohne daß Verletzungen an ihr zu entdecken wären; Versuche zeigen, daß solche Wirkungen durch den „Speichel" hervorgebracht werden, der bei einem Krebs, an die Kiemen gespritzt, augenblicklich Starrkrampf hervorruft. Die Beute wird nun nicht ganz verschluckt, auch nicht zerstückelt, sondern es tritt offenbar wie bei manchen Insekten und Spinnentieren eine Verdauung vor dem Munde ein; der Tintenfisch läßt jedenfalls nach einiger Zeit den Panzer eines Krebses z. B. fahren, aus dem dann alle Weichteile entfernt sind, ohne daß er erhebliche Verletzungen aufwiese. Höchst wahrscheinlich erbricht der Räuber seinen Magensaft, der durch eine Öffnung in den Krebs einfließt und mit den aufgelösten Weichteilen dann wieder eingesogen wird.

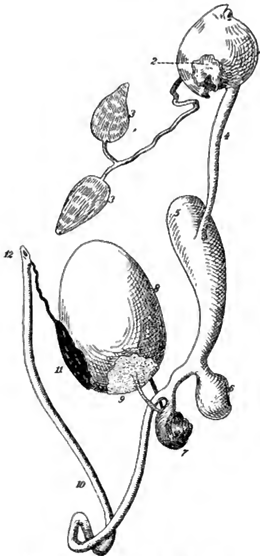


Abb. 193. Darmkanal des Moschuspulps (Eledone moschata Leach).
1 Schlundkopf, *2* Speicheldrüse, *3* Giftdrüse, *4* Schlund, *5* Kropf, *6* Magen, *7* Spiraldarm, *8* Leber, *9* Pankreas, *10* Darm, *11* Tintenbeutel, *12* After. Nach Jammes.

In den Magenblindsack mündet das sogenannte Spiralcoecum (7) ein; es bildet die Sammelblase für das Sekret zweier Drüsen, die den Mitteldarmsäcken der übrigen Mollusken gleichzusetzen sind, der sogenannten „Leber" und des „Pankreas", das nur einen besonders differenzierten Abschnitt der „Leber" darstellt. Beides sind echte Drüsen: in ihnen findet nur Sekretion statt, nicht auch Resorption der verdauten Nahrung wie sonst in den Mitteldarmsäcken. Es ist zwischen ihnen eine Arbeitsteilung derart eingetreten, daß das „Leber"-Sekret zugleich ein diastatisches und ein eiweißlösendes tryptisches Ferment enthält, während im Sekret des „Pankreas" nur Diastase vorkommt. Das Spiralcoecum besitzt an seiner Mündung eine Klappe, die das Eintreten von Stoffen hindert, dagegen die in ihm enthaltene Flüssigkeit austreten läßt. Die Verdauung, soweit sie vor dem Munde noch nicht vollendet ist, geht im Magen vor sich, und an der Resorption beteiligt sich der Darm, dessen geringe Länge bei der an Nährstoffen reichen Fleischkost genügt. — So treffen wir hier zum ersten Male mit Sicherheit gesonderte Verdauungsdrüsen, denen

keine andere Funktion obliegt als die Absonderung eines verdauenden Saftes. Diese Höhe der Arbeitsteilung im Verdauungsapparat stellt die Tintenfische unmittelbar den niederen Wirbeltieren an die Seite, wie es ja außer Zweifel ist, daß sie auch in anderer Beziehung mit den Wirbeltieren am höchsten organisiert sind. In der Reihe der Wirbeltiere wird dann die Verdauungsarbeit noch weiter differenziert, bis sie schließlich bei den Säugern auf den ganzen Darmkanal verteilt ist.

e) Die Ernährung der Chordatiere.

α) Allgemeines.

Der Verdauungsapparat der Chordatiere ist durch seinen engen Zusammenhang mit dem Atmungsapparat ausgezeichnet, mag dieser nun in Kiemen bestehen, an denen durch den Mund und die seitlichen Durchbrechungen der Vorderdarmwand ein Strom von Atemwasser vorbeigeführt wird, oder mag er bei den Luftatmern in Gestalt von sackförmigen Ausstülpungen des Vorderdarmes als Lungen auftreten. Ja bei den niederen Gruppen der Chordaten, bei den Manteltieren und bei Amphioxus, ist diese Verbindung mit dem Atmungsapparat wesentlich für die Ernährung: sie sind Strudler, und der beständige Strom des Atemwassers bringt die feinen Teilchen und Organismen mit, die ihnen zur Nahrung dienen; durch klebrigen Schleim werden die Nahrungspartikelchen festgehalten und gelangen mit den Schleimfäden in den Endostyl, eine Flimmerrinne auf der ventralen Seite des Kiemendarmes, von wo sie in den Darm befördert werden. Bei den Wirbeltieren ist die ererbte Verbindung von Atmungs- und Ernährungsapparat beibehalten; aber da sie als Packer auf anderem Wege zu ihrer Nahrung kommen, ist der innere Zusammenhang beider Einrichtungen geschwunden.

Von den Wirbellosen unterscheiden sich die Chordatiere und besonders die Wirbeltiere in bezug auf ihren Verdauungsapparat vor allem dadurch, daß nicht nur die Bildung der Verdauungssäfte und die Resorption an verschiedene Zellindividuen gebunden sind, sondern daß auch eine örtliche Sonderung dieser beiden Zellarten im allgemeinen streng durchgeführt ist. Die Fermentzellen sind in größeren oder kleineren Nebenräumen des Darmrohres gelegen; die Anfänge davon sehen wir bei den Manteltieren in der in den Magen mündenden sogenannten Pylorusdrüse und bei Amphioxus wahrscheinlich in der „Leber“. Die höchste Stufe der Arbeitsteilung im Verdauungsapparat aber ist bei den Wirbeltieren erreicht, wo überall Leber und Bauchspeicheldrüse (Pankreas) und oft auch noch die Magendrüsen, ja vielfach auch die Speicheldrüsen jede ihren besonderen Anteil an der Verdauung nehmen; die resorbierenden Zellen aber grenzen unmittelbar an das Lumen des Darmrohres. Übergänge zu dem Verhalten, das wir von den Wirbeltieren kennen, sind mit Sicherheit zu erwarten; die Sonderung der fermentbildenden Zellen in den Anhangsdrüsen des Darmes bei den Tintenfischen wurde schon oben als solcher bezeichnet. Das beeinträchtigt aber die Bedeutung des großen Unterschiedes nicht.

Mehr als bei anderen Tieren wird bei den Wirbeltieren die Arbeit des eigentlichen Darmkanals durch Hilfsapparate unterstützt, die im unmittelbarsten Dienst der Nahrungsbewältigung und Verdauung stehen. Außer bei den parasitisch lebenden Rundmäulern sind diese Hilfsapparate stets nach dem gleichen Grundplane gebaut: wir finden allgemein die Kiefer mit Zähnen oder anderer Bewaffnung, zum Teil auch mit muskulösen Lippen, die Zunge und vielfach Drüsen der Mundhöhle. Die Strudler freilich unter den Chor-

daten, die Manteltiere und Amphioxus, bedürfen besonderer Pack- und Kauapparate für ihre feinverteilte Nahrung ebensowenig wie die Muscheln oder andere ähnlich lebende Wirbellose.

Der Darmkanal der Wirbeltiere läßt sich in verschiedener Weise gliedern. Wie bei den Wirbellosen können wir von Vorder-, Mittel- und Enddarm in dem Sinne reden, daß der Vorder- und Enddarm vom äußeren Keimblatt, der Mitteldarm vom inneren Keimblatt ausgekleidet ist. Überträgt man diese Art der Einteilung auf die Wirbeltiere, so würde der Mitteldarm so weit zu rechnen sein, als der Darmkanal ein einschichtiges Epithel besitzt. Die Teile aber mit geschichtetem Epithel gehörten dem Vorder- und Enddarm an; denn es ist wahrscheinlich, daß von der ektodermalen Mundbucht des Embryos das äußere Keimblatt verschieden weit ins Innere des Darmkanales hineinwuchert. Ein solches Einwuchern in die Mundhöhle ist schon nachgewiesen; aber es dürfte sich so weit erstrecken wie die Schichtung des Epithels, also bei vielen Säugetieren bis in den Magen hinein. Für den kurzen Enddarm ist die Herkunft der geschichteten Epithelauskleidung vom äußeren Keimblatt anerkannt. — Dieser morphologischen Einteilung steht eine andere gegenüber, die sich auf die verschiedenen Verrichtungen der Darmabschnitte gründet. Die erste Abteilung bilden dann Mundhöhle, Schlund und Magen; wenn in ihnen Verdauungsvorgänge stattfinden wie durch den Magensaft und bei den Säugern durch das Sekret der Speicheldrüsen, so sind sie nur vorbereitender Natur und werden als Vorverdauung der Hauptverdauung gegenübergestellt. Sitz der Hauptverdauung ist der Dünndarm, in den Leber und Bauchspeicheldrüse ihre fermentreichen Absonderungen ergießen; er beginnt bei der Einmündung dieser beiden Drüsen, durch die zugleich die hintere Grenze des Magens bezeichnet wird. Der dritte Abschnitt, der Dick- und Afterdarm, läßt sich vom Dünndarm besonders bei Fischen und Amphibien nicht scharf trennen; bei den höheren Wirbeltieren ist sein Beginn durch den Ansatz des unpaaren oder paarigen Blinddarmes bezeichnet, zuweilen auch durch eine Klappe. Der Dickdarm beteiligt sich an der Aufsaugung der Nährstoffe ebenso wie der Dünndarm, und auch dem Blinddarm dürfte ein Anteil daran zukommen; aber die fermentativen Zersetzungen treten in ihm ganz zurück, und vielfach finden Gärungs- und Fäulniszersetzungen dort statt; der Dickdarm ist auch der Ort, wo der Darminhalt zu Kotballen geformt wird.

Zur mechanischen Bearbeitung der Nahrung dienen die Kiefer und die Zähne, selten auch die Zunge, häufig aber besondere, als Kaumagen ausgebildete Abschnitte des Darmes. Die chemische Lösung der Nährstoffe geschieht durch die Fermente, die sich im Magensaft, im Pankreassaft und in der Galle, zuweilen auch im Mundspeichel finden. Die Aufsaugung der gelösten Nährstoffe wird durch die Oberfläche verschiedener Darmabschnitte vermittelt. Indem alle diese Mittel sich an den Aufgaben, die für die Ernährung des Tieres bewältigt werden müssen, bald mehr oder weniger gleichmäßig beteiligen, bald aber die einen unter Entlastung der anderen in den Vordergrund treten, ist eine große Zahl von Verschiedenheiten möglich, so daß schon unter gleichen Anforderungen die Verdauungswerkzeuge sich ähnlich ernährender Tiere doch ziemlich verschieden sein können. Wo eine mechanische Zerkleinerung harter Nahrung durch Zähne nicht stattfindet, tritt oft ein Kaumagen stellvertretend ein wie bei den Krokodilen, vielen Vögeln und unter den Säugern bei manchen Zahnarmen. Die Vorverdauung kann z. B. bei den Säugern dem Verdauungsvorgang im Dünndarm schon gewaltig vorarbeiten; in anderen Fällen aber, wie bei manchen Fischen, fehlt sie ganz. Die zur Resorption notwendige Oberfläche kann durch einen kurzen weiten oder durch einen langen engen Darm geboten werden,

oder durch mächtige Entwicklung des Blinddarmes kann eine besondere Vergrößerung der übrigen Darmoberfläche unnötig werden. So sind der Wege viele zum gleichen Ende.

Die Anforderungen aber, die bei verschiedenen Tieren an diesen Apparat gestellt werden, sind sehr ungleich, je nach der Art der Nahrung, die ein Tier aufnimmt. Eine nährstoffreiche, weiche, leicht lösliche Nahrung, wie sie die Fleischfresser haben, und eine magere und schwer aufschließbare Kost, wie z. B. die der Grasfresser, bedürfen natürlich zu ihrer Bewältigung ganz verschiedener Mittel. Bei den Fleischfressern sind die Nahrungsmengen verhältnismäßig gering, daher ist der Magen klein, der Darm kurz, die Blinddärme sind meist klein oder fehlen ganz, die Verarbeitung ist vorwiegend chemisch. Bei den Pflanzenfressern dagegen ist im allgemeinen der Magen groß, der Darm lang, die Blinddärme oft von bedeutender Entwicklung, die Verarbeitung der Nahrung wird durch nachdrückliche mechanische Zerkleinerung dieser oder jener Art unterstützt. Die Anpassung an die gegebenen Ernährungsverhältnisse ist im allgemeinen so vollständig, daß man geradezu die Ernährungsweise eines Tieres aus dem Bau des Verdauungsapparates ablesen kann.

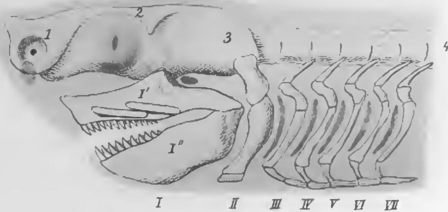


Abb. 194. Schädel und Visceralskelett eines Haifisches, in den Umriß gezeichnet.
1 nasaler, 2 orbitaler, 3 auditiver Abschnitt des Schädels, 4 Wirbelsäule. I—VII erste bis siebente Visceralspange. I Kieferspange (I' Palatoquadratum, mit aufliegenden Lippenknorpeln, I'' Mandibulare). II Zungenbeinspange. III—VII 1.—5. Kiemenspange zwischen diesen sind die Kiemenspalten angedeutet

Kiefer fehlen dem strudelnden Amphioxus und den schmarotzend saugenden Rundmäulern, z. B. dem Neunauge; aber auch bei den Larven der letzteren, die ihre Beute wie lebende Würmer, Insektenlarven u. dgl. mit den Lippen packen, sind keine Kieferbildungen vorhanden. Alle übrigen Wirbeltiere, im Gegensatz zu jenen als Gnathostomen, „Kiefermäuler", bezeichnet, besitzen solche. Der Kieferapparat muß daher als eine Erwerbung angesehen werden, die erst innerhalb der Reihe der Wirbeltiere gemacht wurde. Die Kiefer, die die Mundöffnung umschließen, sind in sich symmetrisch, und der bewegliche Unterkiefer wirkt von hinten nach vorn, bzw. von unten nach oben gegen den meist unbeweglichen Oberkiefer. Bei den Selachiern mit ihrem bauchständigen Maule springt die Ähnlichkeit des Kieferskelettes (I) mit der unmittelbar dahinterstehenden Reihe von Skelettstücken, den knorpeligen Visceralspangen (II—VII), ohne weiteres in die Augen (Abb. 194); die Kieferspange bildet selbst das Anfangsglied dieser Reihe und verdankt ihre etwas abweichende Gestalt nur der Anpassung an seine besonderen Leistungen. Die Visceralbögen enthalten hier knorpelige Spangen, jederseits aus mehreren Stücken gebildet, die in der Schlundwand liegen und die Kiemenspalten nach vorn und hinten begrenzen. Auf der Bauchseite des Schlundes stoßen der rechte und linke Seitenteil einer Spange zusammen, und zwischen sie und ihren vorderen und hinteren Nachbar schalten sich Verbindungsknorpel, sogenannte Copulae, ein; jede Copula grenzt daher an vier Spangenhälften, zwei vordere und zwei hintere. Die erste Visceralspange, die Kieferspange, begrenzt vorn die erste Kiemenspalte, das sogenannte Spritzloch (zwischen I' u. 3), und trägt

20*

auch eine Kiemenbildung, die Spritzlochkieme; sie besteht jederseits aus zwei Knorpelstücken, die gelenkig miteinander verbunden sind, dem der Schädelkapsel benachbarten Palatoquadratum (I') und dem ventralen Mandibulare (I''); die beiden Palatoquadrata stellen zusammen das Oberkieferskelett, die beiden Mandibularknorpel das Unterkieferskelett dar. Beiden liegen noch einige Knorpelstücke, die sogenannten Lippenknorpel, auf, die wegen der Umbildung, die sie bei höheren Fischen erfahren, bemerkenswert sind.

Die Befestigung des Kieferapparates an der Schädelkapsel ist im einfachsten Falle eine ganz lockere und wird nicht durch Skelettstücke bewirkt. Bei manchen Haifischen aber vermittelt der obere Abschnitt des zweiten Visceralbogens oder Zungenbeinbogens einen festeren Zusammenhang des Kieferapparates mit der Schädelkapsel, indem er sich als Kieferstiel (Hyomandibulare) einerseits mit dem Schädel, andererseits mit dem Palatoquadratum verbindet; der Rest des Zungenbeinbogens, das Hyoid, bleibt frei — bei den höheren Tieren geht daraus der größte Teil des Zungenskeletts hervor. Bei der Seekatze (Chimaera) bekommt der starkbezahnte Kieferapparat, der Schneckenschalen knacken kann, seine Stärke durch völliges Verschmelzen des Palatoquadratums mit der Knorpelkapsel des Schädels.

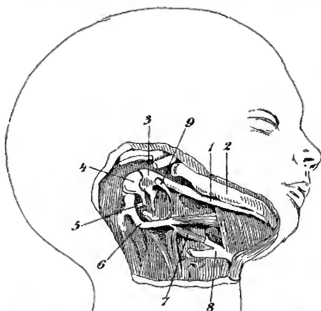


Abb. 195. Visceralskelett, bei einem menschlichen Embryo von 18 Wochen freigelegt.
1 Meckelscher Knorpel, 2 knöcherner Unterkiefer, 3 Gelenkende des Meckelschen Knorpels, das zum Hammer wird, 4 Quadratum = Amboß, 5 Steigbügel, 6 Griffelfortsatz des Felsenbeins, durch ein Band (7) mit dem kleinen Horn des Zungenbeins (8) im Zusammenhang; sie bilden die beiden übrigbleibenden Teile des Zungenbeinbogens. 9 Paukenring. Nach Kölliker.

Die Teile, die bei den Selachiern das Kieferskelett aufbauen, erfahren nun in der Reihe der übrigen Wirbeltiere höchst interessante Umbildungen. Der Mandibularknorpel bleibt durchweg die Grundlage des Unterkiefers, indem sich die Bestandteile des knöchernen Unterkiefers als Belegknochen auf ihm bilden. Die obere Begrenzung des Mundes aber entspricht bei den höheren Formen nicht mehr dem Palatoquadratum. Schon von den höheren Fischen an, die ein Knochenskelett besitzen, scheinen seine Teile, die beiden Zwischenkieferknochen (Intermaxillare) und die eigentlichen Oberkieferknochen (Maxillare) sich als Belegknochen auf jenen Lippenknorpeln anzulegen, die dem Oberkiefer der Haifische aufliegen. Sie verbinden sich fest mit den Knochen, die die knorpelige Schädelkapsel umscheiden und fortan den Knochenschädel bilden. Von dem Palatoquadratum aber leitet sich außer einigen Knochen der Schädelbasis auch das Quadratum ab, der Knochen, mit dem bis hinauf zu den Vögeln der Unterkiefer gelenkt. Das Quadratum kann in gelenkiger Verbindung mit dem Schädel verharren; wo es mit ihm fest verwächst, wie bei den Froschlurchen, vielen Reptilien und den Vögeln, wird die Befestigung des Unterkiefers kräftiger. Auch bei den Embryonen der Säuger (Abb. 195) ist die knorpelige Anlage des Unterkiefers, der Meckelsche Knorpel (1), an dem Quadratum (4) eingelenkt; aber ihr endgültiger Unterkiefer (2) entspricht nur einem Teile der Unterkieferknochen, die bei den übrigen Wirbeltieren vorhanden sind; er trennt sich von dem Gelenkende des Meckelschen Knorpels ab und bekommt eine neue Einlenkung weiter vorn am Schädel, an der

Schläfenschuppe (Squamosum). Das Gelenk aber zwischen dem Quadratum und dem inneren Ende des Meckelschen Knorpels (zwischen 4 und 3), bzw. dem Belegknochen desselben (dem Articulare), also das Kiefergelenk der übrigen Wirbeltiere, bleibt auch beim ausgewachsenen Säuger bestehen. Diese Teile treten, vom Unterkiefer losgetrennt, als Gehörknöchelchen, Amboß (4) und Hammer (3), in den Dienst des Gehörorganes; sie verbinden sich dabei mit dem obersten Ende (5) des Zungenbeinbogens, das bei den Säugern zum „Steigbügel" wird und auch bei anderen Wirbeltieren, von den Amphibien bis zu den Vögeln, als Kolumella ein Hilfsorgan des Hörapparates bildet. Den Übergang müssen wir uns wohl so denken, daß ursprünglich bei locker am Schädel eingelenktem Quadratum der Kiefer dadurch zu kräftigen Beißbewegungen geeignet wurde, daß er sich mit einem Fortsatz gegen einen Wulst des Squamosum anstemmte; diese Stelle wurde dann zum Hauptgelenk und erst dann konnte das ursprüngliche Gelenkende losgetrennt werden und noch später seine Verbindung mit dem Hörapparate eingehen. Eine solche wurde begünstigt durch die Lage jenes Gelenkes in der Wand der ursprünglichen ersten Kiemenspalte, des Spritzloches, deren Anlage ja schon bei den niederen Wirbeltieren zu einem Abschnitt des Gehörorganes geworden war, zum Mittelohr und seinem Verbindungskanal mit der Mundhöhle, der Eustachischen Röhre. — Mit dem Schicksal, das die übrigen Visceralspangen in der Reihe der Wirbeltiere haben, werden wir uns bei der Besprechung der Zunge und des Atmungsapparates noch zu beschäftigen haben.

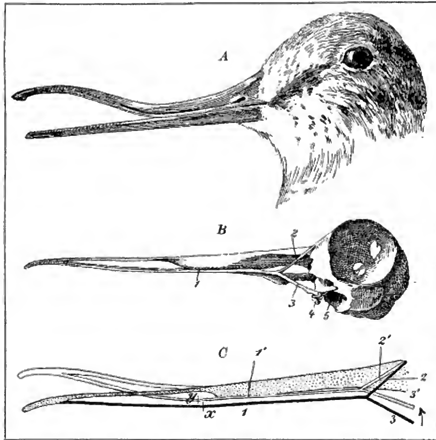


Abb. 196. Bewegung des Oberschnabels bei der Schnepfe (Scolopax rusticola L.)

A Schnepfenkopf mit aufgebogenem Oberschnabel. B Schädel der Schnepfe ohne Unterkiefer. 1 Oberkiefer, 2 Jochbein, 3 Quadrato-jugale, 4 Quadratbein, 5 Gehörgang. C Schematische Darstellung des Mechanismus der Schnabelbewegung: wenn 3 durch Muskelzug nach 3' bewegt wird verschiebt sich 2 nach 2' und der Punkt x nach y. A nach Beckmann.

Während bei den meisten Wirbeltieren der mit der Schädelkapsel fest verbundene Oberkiefer unbeweglich ist, können viele Vögel die Spitze ihres Oberschnabels aufbiegen. So ist es z. B. bei der Schnepfe; sie bohrt, Nahrung suchend, den geschlossenen Schnabel in den lockeren Boden, und wenn sie mit dem Tastapparat an der Schnabelspitze einen Wurm entdeckt, kann sie, ohne den Unterkiefer zu senken, den vorderen Teil des Schnabels öffnen und die Beute ergreifen. „Der Schnepf hat in seinem oberen Schnabel ein Gewerbe gleich einer Drahtzange", sagt ein alter Jagdschriftsteller. Der Mechanismus ist

folgender (Abb. 196): die Quadratjochspange (Quadrato-jugale) (3) bildet mit dem Jochbein (2) die gleichen Seiten eines gleichschenkligen Dreiecks; wenn sie durch einen Muskel gehoben wird (von 3 nach 3′ in C), so wird die Basis des Dreiecks kürzer, die Höhe damit länger, und dadurch wird der Oberkiefer (1) nach vorn geschoben, der Punkt x kommt nach y; dem so ausgeübten Druck weicht das Vorderende des Oberschnabels aus, indem es sich nach oben biegt. Diese Schnabelbewegung läßt sich an jedem Schnepfenschädel durch einen geeigneten Druck auf das Quadratojugale hervorbringen. Eine ähnliche Einrichtung findet sich unter anderen bei Enten, Papageien und Kolibris.

Die Kiefer begrenzen das Maul. Bei den Knorpelfischen, den Haien, Rochen (Abb. 197) und Stören, liegt dieses noch auf der Unterseite des Kopfes, direkt vor dem

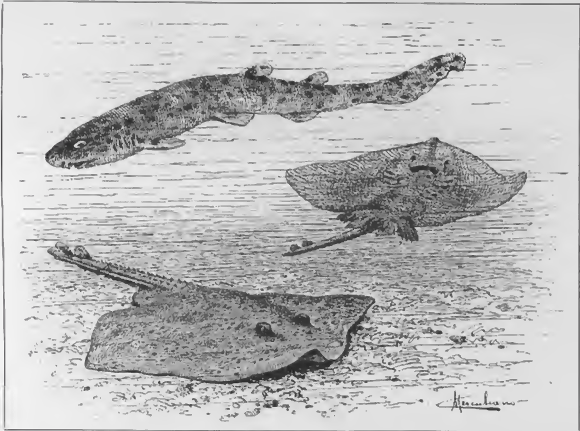


Abb. 197. Katzenhai (Scyllium canicula Cuv.) oben und Sternrochen (Raja asterias Rond.) unten, der rechte schwimmend, von unten gesehen.

Kiemenkorb, fast wie durch Verschmelzung eines vordersten Paares von Kiemenspalten entstanden. Sonst ist es bei den Wirbeltieren an das Vorderende des Körpers gerückt und ändert seine Lage nur bei manchen Knochenfischen in Anpassung an die besonderen Lebensverhältnisse: auf der Unterseite liegt es wieder bei vielen Fischen, die ihre Nahrung vom Boden aufnehmen wie der Barbe (Barbus barbus L.), dem Brachsen (Abramis brama L., Abb. 200), dem Näsling (Chondrostoma nasus L., Abb. 198 B) u. a.; nach der Rückenseite ist es oft bei solchen gerichtet, denen die Nahrung von oben kommt, bei lauernden Grundfischen wie Petermännchen (Trachinus draco), Sterngucker (Uranoscopus), Angler (Lophius piscatorius L., Abb. 199) und bei Oberflächenfischen wie der Ziege (Pelecus cultratus L., Abb. 198 A) und der kleinen Maräne (Coregonus albula L.). Um eine Beute vom Boden aufzunehmen oder von festen Gegenständen abzupflücken, besitzt bei manchen Fischen das Maul vorstreckbare Lippen, die es zu einem rüsselartigen Greifschlauch verlängern können: so beim Stör, ähnlich bei den Lippenfischen

(Labrus) und unter unseren Süßwasserfischen beim Karpfen und vor allem beim Brachsen (Abb. 200); durch Führung der knorpeligen Stützen in bestimmten Bahnen geschieht dies Vorstülpen automatisch bei weiterem Öffnen des Maules. Die Größe des Maules hängt mit der Art der Nahrung zusammen; gerade unter den Fischen tritt das deutlich hervor:



Abb. 198. *A* Kopf der Ziege (Pelecus cultratus L.) und *B* des Näslings (Chondrostoma nasus L.).

Raubfische wie Hecht, Zander, Angler und viele Tiefseefische haben ein weitgeschlitztes, mächtiges Maul; bei Friedfischen dagegen wie Karpfen und Weißfischen ist die Mund öffnung klein. Der Unterschied zeigt sich selbst bei nahen Verwandten; unter den Sal-

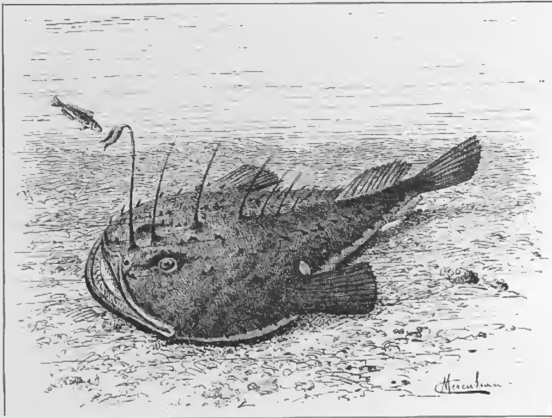


Abb 199. Angler (Lophius piscatorius L.).

moniden hat die räuberische Forelle ein weitgeschlitztes Maul, während es bei den fried- lichen, planktonfressenden Felchen und Maränen eng ist (Abb. 201).

Unter den Reptilien zeichnen sich die Schlangen durch die ungemeine Erweiterungs- fähigkeit ihres Maules aus. Es kommt eine Anzahl von Einrichtungen zusammen, um dieses zu ermöglichen (Abb. 202): der Unterkiefer (7) ist lang und reicht über die Grenze des Schädels nach hinten hinaus, so daß die Mundspalte sehr groß ist; der Träger des

Unterkiefers, das Quadratum (6), ist sehr frei beweglich und durch das vorspringende Squamosum (5), an dem es eingelenkt ist, vom Schädel abgerückt; der Oberkieferknochen (1) und die ihn mit dem Quadratum verbindenden Knochenspangen (4) sind nach außen verschiebbar; die beiden Hälften des Unterkiefers sind vorn nur durch lose Bandmasse miteinander verbunden und können weit auseinander weichen und sich unabhängig voneinander bewegen. So kann die knöcherne Umgrenzung des Maules derart ausgedehnt

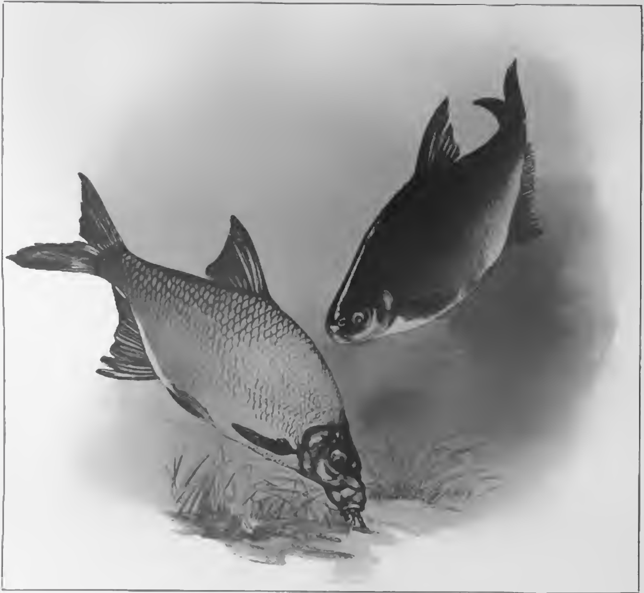


Abb. 200. Brachsen (Abramis brama L.); der Fisch links nimmt mit vorgestrecktem Maul eine Schnakenlarve vom Boden auf.

werden, daß Fraßstücke von größerem Umfang als die Schlange selbst hindurchgehen können; eine Riesenschlange, Python reticulatus Gray, von etwa 8 m Länge, deren Kopf man beinahe mit einer Hand umspannen kann, verschlingt eine Beute von 1,4 bis 1,5 m Umfang. — Unter den Vögeln besitzen hauptsächlich jene ein tief geschlitztes Maul, die in eiligem Fluge Insekten schnappen, wo also die Sicherheit im Ergreifen der Beute durch eine weit klaffende Mundspalte vermehrt wird wie Schwalben, Segler (Cypselus) und Ziegenmelker (Caprimulgus). — Bei den Säugern ist die Mundspalte meist durch die Entwicklung muskulöser Backen eingeschränkt, und das Maul klafft bei weitem nicht bis zur Einlenkung der Kiefer; aber auch hier ist es bei den Raubtieren weiter geschlitzt

als bei den Pflanzenfressern. Absolut und vielleicht auch relativ am weitesten ist es bei den Bartenwalen; dementsprechend ist die Menge der Planktontiere, die bei einem Öffnen des Maules hineingeraten, gewaltig groß.

Große Ausdehnung der Kiefer ist nicht förderlich für die Kraft der Kieferbewegung; das ergibt sich aus der Betrachtung der Kiefermuskulatur. Für das Öffnen des Maules, also das Herabziehen des Unterkiefers ist nur ein schwacher Muskel nötig; denn der Unterkiefer wird schon durch seine eigene Schwere nach unten gezogen, sobald die schließenden Muskeln erschlaffen, und der Öffnungsmuskel reguliert nur Kraft und Schnelligkeit dieser Bewegung. Von der Stärke der Schließer aber hängt in erster Linie die Kraft des Kieferschlusses ab. Sie entspringen vom Schädel, teils von dessen Oberseite (Schläfenbein, Jochbogen), teils von der Schädelbasis (Keilbeinflügel) und setzen, die ersteren von außen, die letzteren von innen, an den Unterkiefer an. Ihr Ansatz ist naturgemäß verhältnismäßig nahe am Kiefergelenk, da sie andernfalls die Mundöffnung verkleinern würden, und ihre Wirkung wird um so weniger kräftig, je länger der Hebelarm ist, an dem der Widerstand, d. h. das ergriffene Beutestück, angreift. Wenn also die Stärke der Muskeln und ihr Angriffspunkt gleich sind, werden kurze Kiefer kräftiger zubeißen können als lange. Durch diese Überlegung wird uns eine Reihe von Erscheinungen besser verständlich. Kurze Kiefer sind dort vorhanden, wo eine starke Kraftwirkung erreicht werden soll: so unter den Selachiern bei Chimaera, die mit den Kiefern Muscheln aufknackt, bei den Haftkiefern (Plectognathi) mit ihren scharfen Zähnen (vgl. Abb. 123A) und bei dem bissigen Schleimfisch Blennius, der Krebsen ihre Augen, Röhrenwürmern ihre Kiemen wegbeißt; so auch bei den Körnerfressern unter den Vögeln. Die zum Kauen verwendeten Kiefer der Säuger sind meist weit kürzer als die Fangkiefer der übrigen Wirbeltiere, vor allem dank der Vorverschiebung des Kiefergelenkes; eine Ausnahme aber machen jene Säuger, die keine Zähne haben oder doch diese nicht zum Kauen gebrauchen wie die meisten Zahnarmen, Ameisenbär (Abb. 203), Gürteltier, Erdferkel und die Wale (Abb. 204) mit ihren langgestreckten Kiefern. Bei den kauenden Säugern aber stehen die breitkronigen



Abb. 201. Kopf *A* der Bachforelle (Salmo fario L.) und *B* des Blaufelchen (Coregonus wartmanni Bl.)

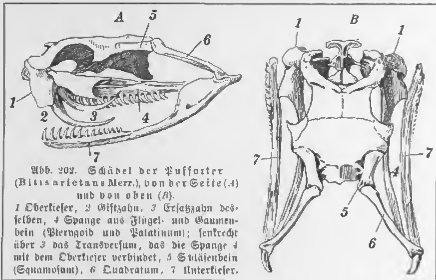


Abb. 202. Schädel der Puffotter (Bitis arietans Merr.), von der Seite (*A*) und von oben (*B*).
1 Oberkiefer, 2 Giftzahn, 3 Ersatzzahn desselben, 4 Spange aus Flügel- und Gaumenbein (Pterygoid und Palatinum); senkrecht über 3 das Transversum, das die Spange 4 mit dem Oberkiefer verbindet, 5 Schläfenbein (Squamosum), 6 Quadratum, 7 Unterkiefer.

Mahlzähne der Kiefereinlenkung am nächsten, und wenn größerer Widerstand zu überwinden ist, kommt gerade dieser Kieferabschnitt zur Verwendung: die Hyäne zerbricht hier die Knochen, der Mensch knackt hier die Nüsse, Huftiere und Nager zermalmen im Kieferwinkel ihr Futter, das des gründlichsten Aufschlusses bedarf.

Die Zähne sind in den meisten Fällen nichts als Fangapparate, die zum Festhalten der Beute dienen. Sie sind dazu spitz kegelförmig und meist etwas nach hinten gebogen, so daß eine widerstrebende Beute sie selbst tiefer in ihren Leib preßt. Bei den Amphibien und Reptilien finden sie fast durchaus diese Verwendung; den jetzigen Vögeln

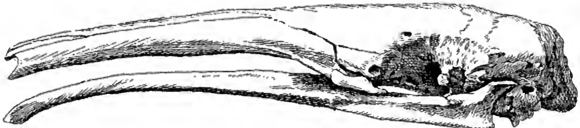


Abb. 203. Schädel des Ameisenbären (Myrmecophaga jubata L.).

fehlen sie ganz, aber bei den Zahnvögeln der Kreidezeit waren ebenfalls nur Fangzähne vorhanden. Auch von sehr vielen Fischen gilt das gleiche; bei anderen sind die Zähne breit und pflasterförmig und werden zum Zerquetschen der Nahrung verwendet. Unter den Säugern haben die Zahnwale ebenfalls Fangzähne (Abb. 204); bei den meisten Säugern aber ist diese ursprüngliche Funktion nur einigen Zähnen des Gebisses verblieben; die größere Zahl ist fast stets zum mahlenden Zerkleinern der Nahrung eingerichtet. Es sei hier gleich auf den großen Unterschied in der Wirkung des Gebisses bei den meisten Säugern gegenüber dem der übrigen Wirbeltiere hingewiesen: bei allen anderen Wirbeltieren ist das Kiefergelenk ein Scharniergelenk und nur zu der einen stets gleichen Bewegung des Auf- und Zuklappens geeignet. So ist es unter den Säugern auch bei den Raubtieren, Walen und



Abb. 204. Schädel des Delphins (Delphinus delphis L.).

Zahnarmen; meist aber ist bei ihnen das Kiefergelenk freier beweglich und vermag sich auch nach vorn oder nach der Seite zu verschieben. Dadurch können die breitkronigen Backenzähne nach Art von Mühlsteinen zum Zerreiben der Nahrung benutzt werden, während bei den übrigen Wirbeltieren auch die breiten, flachen Zähne nur gegeneinander drückend wirken, wie die Backen eines Nußknackers. So vermögen die Chimären, die Lippfische (Labrus) und die Geißbrassen (Sargus) des Meeres mit ihren pflasterzähnigen Kiefern hartschalige Muscheln und Schnecken aufzuknacken — bei den Knochenfischen treten dabei auch die Schlundknochen helfend ein. Eine große Echse der afrikanischen Tropen, Varanus niloticus L., nährt sich von Gehäuseschnecken, besonders Achatinellen, und im Zusammenhang damit sind die bei ihren Verwandten

spitzigen Zähne abgestumpft. Ein wahres Kauen mit den bezahnten Kiefern ist außer bei den Säugern nirgends beobachtet.

Wohl aber kann bei manchen Knochenfischen durch Reibetätigkeit der Schlundknochen, d. h. gewisser Bestandteile des Kiemenskeletts, ein Zerreiben der Nahrung stattfinden. Bei den Weißfischen (Cyprinoiden) besteht am Hinterende des Kiemenkorbes eine besondere Kauhöhle (Abb. 205), die durch Ringmuskeln nach vorn gegen den Kiemendarm und nach hinten gegen den Schlund abgeschlossen werden kann. Die dorsale Wand der Kauhöhle trägt eine hornige Kauplatte, die der Schädelbasis von unten her aufliegt; in der ventralen Wand liegt zu beiden Seiten ein bezahnter sogenannter Schlundknochen, d. h. eine Umwandlung der hintersten Kiemenspange. Die Kauhöhle ist von einem Ringmuskel umgeben, und die Schlundknochen werden durch 5 Paar Muskeln gegen die Kauplatte bewegt. Hier wird die Nahrung unter komplizierten Kaubewegungen für die weitere Bearbeitung im Darm vorbereitet; zugleich werden die unverdaulichen Bestandteile von den verdaulichen gesondert und wieder ausgespien. Bei vorwiegend pflanzenfressenden Weißfischen wie dem Karpfen sind die Schlundzähne breit und tragen Schmelzfalten, sind also zum Zerreiben der Nahrung besonders geeignet, während sie bei den mehr räuberisch lebenden Leuciscus-Arten mehr hakige Form besitzen. Auch bei den pflanzenfressenden Skariden, von denen die Alten berichten, daß sie wiederkäuen, werden in der Tat die abgebissenen Ledertange in fein zerkleinertem Zustande im Magen gefunden; die Schlundknochen sind bei Scarus mit pflasterartig angeordnetem Zähnen besetzt.

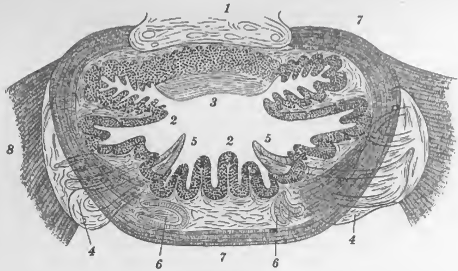


Abb. 205.
Halbschematischer Querschnitt durch die Kauhöhle eines Weißfisches.
1 Knochen der Schädelbasis, 2 Schlundepithel, 3 Kauplatte (sogenannter Karpfenstein) 4 Schlundknochen mit Zähnen 5 und Ersatzzähnen 6, 7 Ringmuskeln, 8 Muskeln der Schlundknochen. Nach Heincke.

Die Herkunft der Kieferzähne können wir bei den Selachiern mit Sicherheit nachweisen. Die ganze Haut ist, wie bei den Knochenfischen mit Schuppen, so hier über und über mit feineren und gröberen spitzen Zähnen besetzt (Abb. 206), die nichts andres sind als Schutzorgane. An jüngeren Embryonen kann man die Hautzähne ununterbrochen in diejenigen der Kiefer übergehen sehen (Abb. 207). Beide Arten von Zähnen haben auch vollkommen den gleichen Bau: der spitze, hakenförmig gebogene Zahn besteht seiner Hauptmasse nach aus Zahnbein oder Dentin, das außen mit einer Schicht von Schmelz überzogen ist; im Innern enthält der Zahn einen Hohlraum, den ein blutgefäßreiches Bindegewebe, die Papille, erfüllt; das so gebaute Gebilde sitzt auf einer Basalplatte von Knochensubstanz oder Zement, die unter der Papille durchbrochen ist. Auch die Entstehung der Kieferzähne gleicht derjenigen der Hautzähne vollkommen darin, daß sich Oberhaut und Lederhaut an ihrem Aufbau beteiligen; von der Oberhaut stammt der Schmelz; Zellen der Lederhaut, die Odontoplasten, sondern das Zahnbein ab, und andere

Kutiszellen bilden den knöchernen Zement. Nur entstehen die Kieferzähne nicht an der Oberfläche, sondern an einer eingestülpten Epidermisleiste, die an der Innenseite des Kieferknorpels diesem parallel läuft. Dort bilden sich die Zähne in einer Anzahl von Reihen, deren oberste auf dem Kieferrand steht und sich im Gebrauch befindet, bis sie abgenutzt ist und durch die nachrückenden Zähne der tieferen Reihe ersetzt wird, während an der tiefsten Kante der Epithelleiste die Neubildung ununterbrochen weiter geht. So lösen zahlreiche Zahngenerationen einander ab: die Selachier sind polyphyodont, sie haben das ganze Leben hindurch ständigen Zahnwechsel. Wo die Zähne flach sind, wie bei manchen Rochen und bei Chimaera, wird die Abnutzung der Oberfläche durch beständiges Wachstum an der Basis ausgeglichen.

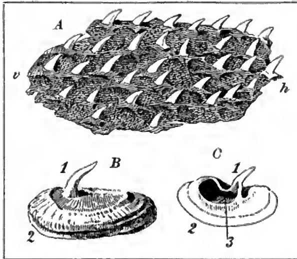


Abb. 206. *A* Haut eines Haifisches (Etmopterus princeps Collett). *v* vorn, *h* hinten. Nach Collett.
B und *C* sogenannte Plakoidschuppe eines Rochen (Raja clavata L.) von der Seite und im Längsschnitt. *1* Zahn, *2* Basalplatte, *3* Pulpahöhle des Zahns.

Während bei den übrigen Wirbeltieren die Hautzähne verloren gegangen sind, haben sich die Zähne in der Mundhöhle in derselben Weise wie bei den Selachiern erhalten, ja sogar noch weiter ausgedehnt, denn bei diesen tragen nur die beiden Kieferknorpel Zähne, bei den höheren Fischen und den Amphibien aber können außer den Kiefern fast alle Knochen in der Umgebung der Mundhöhle, die des Kiemenapparates eingeschlossen (Abb. 202), mit Zähnen besetzt sein.

Bei den Knochenfischen sind die Zähne mit der knöchernen Unterlage, auf der sie stehen, meist fest verwachsen. Häufig können die großen Raubzähne durch den Druck beim Schluß der Kiefer einwärts umgelegt werden und richten sich beim Öffnen des Mauls durch die Elastizität des befestigenden Gewebes von selbst auf. Ihre Größe und Gestalt wechselt in weiten Grenzen: teils sind sie fein spitzig, fast wie Borsten, und stehen dann dicht beieinander (Hechelzähne), teils größer, kegelförmig bei den Raubfischen, und sind dann für die Beute gefährliche Waffen und geeignet, widerstrebende Opfer festzuhalten, aber auch stumpfe plattenförmige Zähne, zum Zerquetschen der Nahrung geeignet, kommen vor, so bei den Skariden, den Labriden und Sargiden und dem Lungenfisch Ceratodus, oder es entstehen durch das Zusammenwachsen zahlreicher Einzelzähne scharfkantige breite Schneiden an den Kiefern von schnabelartigem Aussehen, wie bei den Haftkiefern (Plektognathen). Auch bei den Knochenfischen dauert der Zahnersatz das ganze Leben hindurch; neben den funktionierenden Zähnen sind die Ersatzzähne schon vorhanden (Abb. 205).

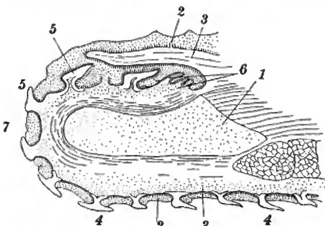


Abb. 207. Längsschnitt durch den Unterkiefer eines jungen Katzenhaies (Scyllium).
1 Unterkieferknorpel, *2* Oberhaut, *3* Lederhaut, *4* Hautzähne, *5* Kieferzähne, *6* Zahnpapillen für die Ersatzzähne der Kieferzähne, *7* Vorderrand des Unterkiefers. Nach Gegenbaur.

Die Zähne der jetzt lebenden Amphibien und Reptilien dienen ebenfalls fast ausschließlich zum Festhalten der Beute und sind gewöhnlich kegelförmig, bei Reptilien öfters hakenartig gekrümmt und bei manchen Echsen zweispitzig (Eidechse) oder dreispitzig (manche Agamen). Manchen Froschlurchen, z. B. der Wabenkröte (Pipa), fehlen die Zähne ganz. Ihre Anordnung auf den Kiefern zeigt mehr Regelmäßigkeit als bei den Fischen: sie stehen, außer bei den Schleichenlurchen (Gymnophionen), in einer Reihe, nicht zu mehreren nebeneinander. Daneben finden sie sich zuweilen auch auf anderen Knochen der Mundhöhle, besonders bei den Amphibien auf dem Pflugscharbein, oft auch bei Reptilien. Die Zähne sind meist mit ihrer Grundlage durch verknöchertes Gewebe fest verbunden. Bei manchen Reptilien (Abb. 208) stehen die Kieferzähne auf der Kante der Kiefer und sind nur mit ihrer kleinen Basalfläche festgewachsen (akrodonter Typus); bei andern dagegen sind sie der inneren Fläche der Kiefer mit einer Seitenfläche angewachsen, so daß die Verbindung von größerer Ausdehnung und somit fester ist (pleurodonter Typus). Nur bei den Krokodilen sind die Zähne nicht mit dem Kiefer verwachsen, sondern stecken in entsprechenden Löchern, den Alveolen, in denen sie durch Bindegewebe befestigt sind (thekodonter Typus). Diese Befestigungsart ist bei den Säugern allgemein verbreitet; sie bietet gegenüber der spröden Anheftung durch verknöchertes Gewebe den Vorteil, daß der Zahn allseitig gestützt ist und von einer etwas nachgiebigen, gleichsam federnden Masse umgeben, durch kräftige Stöße nicht aus seiner Verbindung losgebrochen werden kann; selbst wenn er gelockert wird, kann das lebendige Gewebe, das ihn zunächst umhüllt und hält, durch Wachstumsvorgänge ihn wieder festigen. Bei thekodonter Befestigung der Zähne entstehen die Ersatzzähne unter dem funktionierenden Zahn in der Alveole und drängen ihn, wenn er abgenutzt ist, heraus, nachdem durch den Druck, den sie auf sein Gewebe ausüben, der innere Abschnitt desselben zugrunde gegangen und resorbiert ist (Abb. 209).

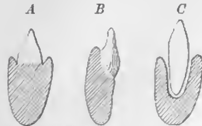


Abb. 208. Akrodonte (A), pleurodonte (B) und thekodonte (C) Zahnbefestigung bei den Reptilien, schematisch. Nach Wiedersheim.


Abb. 209. Längsschnitt durch den Unterkiefer eines Krokodils, den Zahnersatz zeigend. In den Alveolen sitzen verschieden große Ersatzzähne unter den funktionierenden Zähnen

Auch die Amphibien und Reptilien haben, wie die Fische, einen Zahnersatz, der das ganze Leben hindurch fortdauert. Aber je stärker die Einzelzähne ausgebildet sind, um so größer ist ihre Haltbarkeit, um so geringer die Zahl der aufeinander folgenden Zahngenerationen. Man kann geradezu sagen: die Stoffmenge, die dem Tier während seines Lebens für die Zahnbildung zur Verfügung steht, kann entweder zu zahlreichen Generationen kleiner oder zu weniger zahlreichen Generationen großer Zähne verbraucht werden.

Das Verschlingen der oft riesigen Beutetiere bei den Schlangen wird, außer durch den besonderen Bau ihres Kieferapparates (vgl. oben S. 311), wesentlich durch die Richtung ihrer Fangzähne schräg nach hinten ermöglicht. Bei Fluchtbewegungen der Beute bohren sich die Zähne immer tiefer ein; dagegen lassen sie sich leicht herausziehen, wenn der Kiefer nach vorn geschoben wird. So greifen denn die überaus beweglichen Kieferabschnitte abwechselnd vor, um sich wieder mit ihren Zähnen zu verankern; die Schlange

schiebt sich gleichsam schrittweise immer weiter über ihr Fraßtier herüber, eine recht mühevolle Arbeit, bis der ganze Bissen hereinbefördert ist, und die Schlundmuskulatur mit kräftiger Unterstützung der Körpermuskeln das Weitere besorgt. Bei einer Riesenschlange (Python reticulatus Gray) nahm das Verschlingen einer Steinziege 2½ Stunden in Anspruch. Durch die Gewohnheit vieler Schlangen, die Beute mit engen Spiralwindungen ihres Körpers zu umschlingen, wird diese allerdings in die Länge gestreckt und dabei auch in der Weise für den Schlingakt vorbereitet, als die Gelenke der Rippen und Gliedmaßen ausgerenkt werden. Trotzdem ist die Stelle, wo solch große Beute im Magen der Schlange ruht, dick aufgetrieben (Abb. 210).

Eine besondere Betrachtung verdienen noch die Giftzähne der giftigen Schlangen und die Mechanik ihres Bisses (Abb. 211). Die Oberkiefer der Giftschlangen sind kurze, am Schädel beweglich angebrachte Knochen, und jeder trägt einen fertigen Giftzahn, hinter dem, in zwei Reihen angeordnet, eine Anzahl von verschieden weit entwickelten Ersatzzähnen steht (A). Der leicht gebogene Giftzahn hat an seiner Vorderfläche entweder eine tiefe Rinne (bei den „proteroglyphen" Schlangen, z. B. der Brillenschlange, Naja; C und D) oder einen Kanal, der sowohl nahe der Wurzel wie vor der Spitze des Zahnes eine Öffnung besitzt (bei den „solenoglyphen" Schlangen, z. B. Kreuzotter, Viper; A, B). Die Giftzähne sind bei den Solenoglyphen die einzigen Zähne in dem kleinen Oberkiefer. Sie übertreffen die übrigen Zähne bedeutend an Länge und würden, in aufgerichteter Stellung, das Schließen des Maules verhindern, wenn sie dabei nicht durch eine Drehung des Oberkiefers mit diesem umgelegt würden. Der Oberkiefer kann nämlich aufgerichtet und zurückgelegt werden durch die Bewegung der Knochenspange, die ihn mit dem Quadratum verbindet und aus zwei fest vereinigten Knochen (Pterygoid und Transversum, Abb. 202) besteht; diese Spange wird durch kräftige Muskeln vor- und rückwärts verschoben und bietet diesen günstigere Ansatzbedingungen als der Oberkiefer selbst, so daß unter Aufwendung von weniger Kraft die Bewegung stärker ausgeführt und der Oberkiefer gegenüber den Abwehrbewegungen der widerstrebenden Beute sicherer festgestellt werden kann. Von einem Biß wie etwa bei einem Hund, wo die Ober- und Unterkiefer wie die Backen einer Zange zusammengepreßt werden, kann bei einer Giftschlange nicht die Rede sein, da der nachgiebige Unterkiefer kein entsprechend starkes Widerlager bietet und die glasartig spröden Giftzähne bei solchem Druck in Gefahr kämen. Vielmehr ist der Schlangenbiß eher als ein Zuhauen mit dem Oberkiefer zu bezeichnen und es wird dabei der Zahn im Moment des Einschlagens etwas zurückgelegt und durch das Zurückziehen des ganzen Kopfes der Schlange sowie durch die zerrenden Fluchtbewegungen der Beute tief in deren Körper hineingetrieben. Durch die Zerrung entsteht



Abb. 210. Riesenschlange (Python reticulatus Gray), die ein Wildschwein verschluckt hat.

eine Gewebelücke, in die reichlich Gift einfließen kann. Der Ausfluß des Giftes geschieht in folgender Weise: die Giftdrüse, der eigene Muskeln fehlen, ist allseitig von der Verbreiterung eines bindegewebigen Bandes, des Jochbandes, umschlossen, das, nach außen von den Kaumuskeln oder besser Unterkieferhebern, zwischen dem Unterkiefergelenk und dem Oberkiefer ausgespannt ist. Wenn die Unterkieferheber sich zusammenziehen, werden sie dicker und üben so von innen her auf dies Band einen Druck aus; zugleich wird beim Umlegen des Oberkiefers und dem damit verbundenen Zurückstoßen des Unterkiefergelenkes das Band angespannt; beides wirkt zusammen und veranlaßt einen Druck auf die Giftdrüse, der zum Ausfließen des Sekretes führt. Das Gift wird also beim Schließen des Mauls aus der Drüse herausgepreßt. Der Giftzahn ist vorn und seitlich von einer Schleimhautfalte umgeben (Abb. 212, 1), in deren Grund die Giftdrüse frei, ohne direkte Verbindung mit dem Zahnkanal, mündet; durch die dem Zahn aufliegende Schleimhaut wird das beim Biß ausfließende Sekret wie durch einen Trichter in den Zahnkanal geleitet und fließt durch diesen in die Bißwunde. Bei der Kreuzotter wechseln die Giftzähne im Sommer etwa alle sechs Wochen, und der Ersatzzahn steht nicht genau an der Stelle seines Vorgängers, sondern neben diesem; durch die besprochene Schleimhautfalte wird aber die Verbindung der Drüsenmündung mit dem jeweiligen Giftzahn gewährleistet.

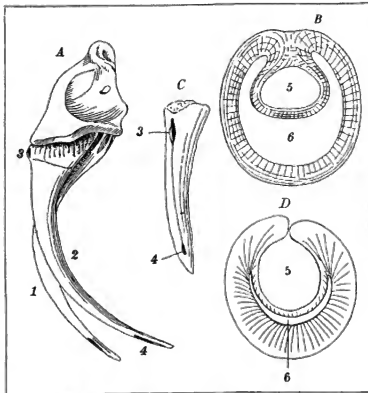


Abb. 211. *A* Oberkiefer der Lanzettschlange (Lachesis lanceolata Lacép.) mit tätigem (*1*) und abzustoßendem (*2*) (solenoglyphen) Giftzahn. *B* Querschnitt durch einen solchen Zahn. *C* und *D* proteroglypher Giftzahn einer Brillenschlange (Naja) ganz und im Querschnitt. *3* Einfluß- und *4* Ausflußöffnung für das Gift, *5* Giftkanal, *6* Pulpahöhle des Zahns. *A* nach Kathariner, *B* nach Leydig, *C* und *D* nach Boas.

Bei den Säugern sind die Kiefer mehr oder weniger verkürzt, und das hat zur Folge, daß nur eine geringere Zahl von Zähnen in ihnen Platz findet; diese wird noch dadurch beschränkt, daß große Kieferabschnitte keine Zähne tragen und somit eine weite Zahnlücke, das Diastema, vorhanden ist wie bei Nagern und Wiederkäuern. Auch die Zahl der aufeinander folgenden Zahngenerationen ist eine beschränkte: es sind im allgemeinen nur zwei, die Milchzähne und die bleibenden Zähne; die Säuger sind diphyodont. Das gesamte für die Zahnbildung verfügbare Material ist auf zwei Folgen von wenig zahlreichen Zähnen konzentriert.

Dieser beschränkte Zahnwechsel hat sich offenbar aus einem unbeschränkten bei den Vorfahren entwickelt; denn die genauere Untersuchung lehrt uns Reste von weiteren Zahngenerationen bei den Säugern kennen, die aber nicht mehr zur vollen Ausbildung und zur Verwendung kommen. Der Milchbezahnung geht eine sogenannte prälakteale Generation von Zahnanlagen voran, die bei den Beuteltieren sogar verkalken, dann aber zurückgebildet werden, und nachdem die bleibenden Zähne sich von ihrem Mutterboden,

der epithelialen Zahnleiste abgetrennt haben, entwickeln sich an dieser zuweilen die Anlagen einer vierten Generation, die aber nie über die ersten Andeutungen hinauskommen. Bei den Zahnwalen ist die Reduktion so weit gegangen, daß überhaupt nur eine Generation funktionierender Zähne auftritt. Dies konnte bei einem Gebiß von Fangzähnen eintreten, wo ein Zusammenschluß der Zähne unnötig, ja sogar unzweckmäßig ist; bei dem differenzierten Gebiß der meisten Säuger ist jedoch der Zahnwechsel nötig, um beim Wachstum der Kiefer die Kette der Schneidezähne einerseits, der Backenzähne andererseits für die Beiß- und Kautätigkeit enggeschlossen zu halten.

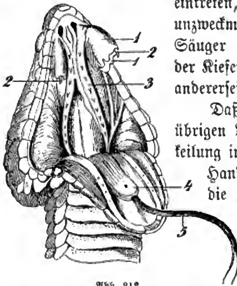


Abb. 212.
Kopf der Aspisschlange (Vipera aspis L.) mit geöffnetem Maul.
1 Schleimhautfalte über dem Giftzahn 2, 3 Flügelgaumenspange mit Zähnen, 4 Zungenscheide, 5 Zunge. Der Giftzahn ist links niedergelegt, rechts halb aufgerichtet. Nach Kathariner.

Daß die Zähne der Säuger sich von denen der meisten übrigen Wirbeltiere durch ihre Befestigungsart, nämlich die Einkeilung in Alveolen der Kiefer, unterscheiden, wurde schon erwähnt. Hand in Hand geht damit ein weiterer Unterschied, nämlich die Ausbildung einer besonders gestalteten Wurzel. Als Wurzel bezeichnet man nicht schlechthin den in der Alveole sitzenden Teil des Zahnes. Es gibt bei manchen Säugern auch wurzellose Zähne, die ebenfalls in einer Alveole stecken. Bei diesen geht das Wachstum beständig weiter; die auf der Oberfläche der Zahnpapille stehenden Zellen, die Zahnbildner oder Odontoplasten, fahren in der Absonderung von Zahnbein fort, und auch die Schmelzbildung auf der Oberfläche dauert an. Der Zahn nimmt damit an Länge zu, und sein freies Ende wird durch die nachwachsende Masse immer weiter aus der Alveole herausgeschoben; er kann entweder eine mächtige Größe erreichen wie die Stoßzähne von Elefant und Narwal und die Hauer des Ebers, Walrosses und Moschustieres, oder

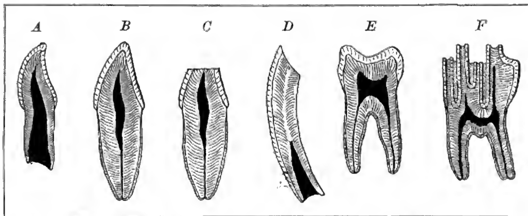


Abb. 213. Medianschnitte durch verschiedene Zähne von Säugern.
A—C Entwicklung eines bewurzelten Schneidezahns. A jung, B fertig, C abgekaut. D Schneidezahn eines Nagers. E Backenzahn des Menschen. F Schmelzfaltiger Backenzahn eines Rindes. Die Pulpahöhle ist schwarz, das Zahnbein enger, der Schmelz weiter gestrichelt, der Zement punktiert. Nach Zittel.

er wird durch starken Gebrauch fortwährend abgenutzt, wie die Schneidezähne der Nager (Abb. 213 D) und die Backenzähne mancher Nager (Wühlmäuse) und Huftiere (z. B. Pferde). Hier bewahrt also der in der Alveole steckende Teil am inneren Ende einen embryonalen Zustand; seine Pulpahöhle bleibt in der Tiefe der Alveole weit offen, wie es bei jungen, noch nicht ausgewachsenen Säugerzähnen (Abb. 213 A) allgemein

der Fall ist. Aber dieser Abschnitt ist sonst von dem freien Ende nicht sehr verschieden; bei weiterem Wachstum kommt er ebenfalls aus der Alveole heraus. In den meisten Fällen aber ist das Wachstum der Säugerzähne ein beschränktes: die Pulpahöhle des Zahnes wird gegen den Kiefer durch die Entwicklung einer oder mehrerer zapfenförmiger Wurzeln abgeschlossen, die in der Alveole verbleiben (Abb. 213 B, E, F); sie werden nie von Schmelz überzogen, sondern sind von einer knochenähnlichen Masse, dem Zement, bekleidet, und nur ein enger Kanal gestattet Nerven und Blutgefäßen den Zutritt zu den Weichteilen in der Pulpahöhle.

Weiter sind die Zähne eines Säugergebisses nicht, wie zumeist bei Amphibien und Reptilien, alle untereinander gleich, sondern je nach ihrer Stellung im Kiefer verschieden: das Gebiß ist nicht isodont, sondern heterodont; nur die Delphine (Abb. 204) und manche Edentaten wie die Gürteltiere mit ihren langen Kiefern machen davon eine Ausnahme. Sonst unterscheiden wir an einem vollständigen Säugergebiß drei Arten von Zähnen, Schneidezähne (Incisiven), Eckzähne (Caninen) und Backenzähne, die in dieser Reihenfolge vom Kieferende gegen das Kiefergelenk aufeinander folgen. Die vorderen Backenzähne werden ebenso wie die Schneide- und Eckzähne beim Zahnwechsel ersetzt; sie sind oft etwas einfacher als die hinteren; man unterscheidet sie als Lückenzähne (Prämolaren) von den eigentlichen Backenzähnen (Molaren).

Die Schneidezähne sind meist meißelförmig zugeschärft und wirken dann wie die Blätter einer Schere schneidend gegeneinander; sie stehen oben im Zwischenkiefer und sind bis zu vier jederseits vorhanden. Bei den Insektenfressern haben sie die ursprüngliche Kegelform des Fangzahns noch bewahrt. Hier und da, wo sie eine andere Funktion übernommen haben, ist auch ihre Form verändert; sie haben dann keine Schneide, sondern sind kegelförmig mit rundem Querschnitt, wie der Stoßzahn des männlichen Narwals oder die großen Zähne der Elefanten, die zu Angriffswaffen umgebildet sind. Sehr merkwürdig ist das eine Paar Schneidezähne im Unterkiefer des Känguruhs: sie ragen ziemlich weit vor und sind an ihrer Innenkante, wo sie sich berühren, zugeschärft; die Känguruhs vermögen die beiden Hälften des Unterkiefers gegeneinander zu drehen, wie das unten von manchen Nagern beschrieben wird, und benutzen so diese beiden Zähne wie eine Kneipzange zum Abschneiden von Grashalmen u. dgl.

Die Eckzähne, stets nur einer jederseits oben und unten, sind kegelförmig, oft kräftig und viel größer als die Schneidezähne, so daß sie dann nicht einander gegenüber Platz haben, sondern der untere vor dem oberen steht und in eine Lücke eingreift, die zwischen diesem und den Schneidezähnen klafft. Bei den Raubtieren dienen sie stets als starke Waffe zum Festhalten der Beute; bei den Pflanzenfressern sind sie meist klein und oft ganz verloren gegangen, soweit sie nicht ebenfalls als Waffe ausgebildet sind wie im Unterkiefer beim Nilpferd, im Oberkiefer beim männlichen Moschustier, und in beiden Kiefern beim Eber. Die Schneidezähne sind stets, die Eckzähne allermeist einwurzelig.

Die Backenzähne dagegen mit ihrer breiten Krone sind mehrwurzelig (Abb. 213 E u. F). Vielleicht haben wir in dem Vorhandensein mehrerer Wurzeln eine Andeutung dafür zu sehen, daß sie durch Verschmelzung mehrerer einwurzeligen Zähne entstanden sind; diese Ansicht wird auch dadurch gestützt, daß bei ihrer Entstehung die Schmelzkappen sich anfangs in getrennten Stücken anlegen, die aber bald verschmelzen. Sie sind die eigentlichen Kauzähne, und da sie der Einlenkung des Kiefers und dem Angriffspunkte der Kaumuskeln am nächsten stehen, sind sie der größten Kraftleistungen fähig. Gerade sie zeigen in ihrem Bau am auffälligsten die Beziehungen zur Nahrung. Die

ursprünglichste Form, in der die Backenzähne auftreten, sind Höckerzähne mit drei höckrigen Erhebungen auf der Kaufläche. Die Vergleichung der Reste ausgestorbener

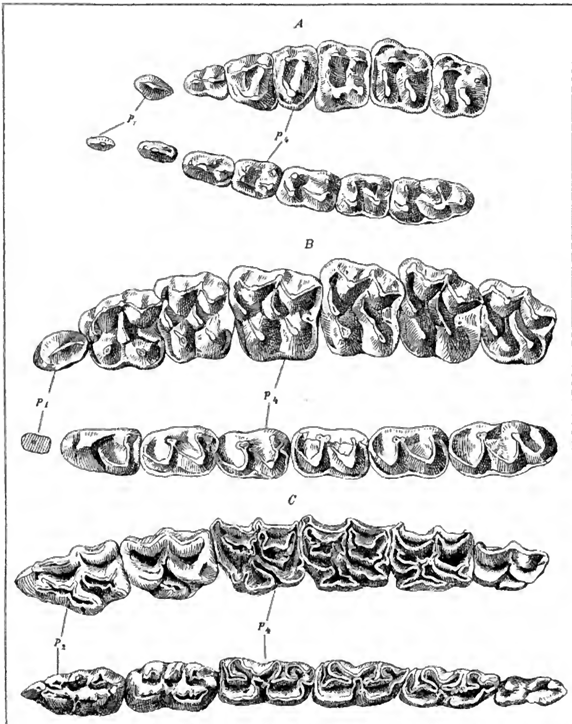


Abb. 314. Entwicklung der Zahnformen in der Stammreihe des Pferdes: Obere und untere Backenzähne von Eohippus (*A*), Mesohippus (*B*) und unserem Pferd (*C*).
p_1, p_2, p_4 1., 2., 4. Lückenzahn (Praemolar). *A* und *B* nach Matthew.

Säuger zeigt, daß sich alle verschiedenen Formen der Backenzähne von diesem sogenannten trituberkularen Typus ableiten lassen. Die einfachste Abänderung besteht in einer Vermehrung der Höcker. Kompliziertere Formen ergeben sich dadurch, daß die zwischen den Höckern gelegenen Furchen sich vertiefen und mannigfach gewunden werden, während die

Höcker selbst stark in die Breite gezogen werden, bogenförmig geschwungen oder unregelmäßig gebuchtet sind; die Furchen zwischen ihnen können mit Zement ausgefüllt werden. Wird ein solcher Zahn abgekaut, dann bildet auf der Kaufläche der Schmelzüberzug der Höcker wegen seiner größeren Härte erhabene Linien, und die von diesen Schmelzfalten inselförmig umgebenen Felder bestehen aus Zahnbein, die Zwischenräume zwischen mehreren Falten bestehen aus Zement (Abb. 215 G). Die Entwicklungsreihe der Backenzähne in der Ahnenreihe des Pferdes, wovon auf Abb. 214 einige Stufen wiedergegeben sind, zeigen diese allmähliche Umwandlung mit großer Deutlichkeit.

Höckerzähne mit spitz kegelförmigen Höckern finden wir im Gebiß der Insektenfresser und Fledermäuse; solche mit stumpfen flacheren Höckern (bunodonter Typus) haben die Allesfresser (Schweine, Primaten) und primitive Pflanzenfresser wie der Tapir und die Vorfahren des Pferdes (Abb. 214 A). Im Raubtiergebiß sind die Backenzähne in der Richtung der Kiefer langgezogen (Abb. 215 A, B); die Höcker sind spitz und scharfkantig und stehen in einer Reihe (sekodonter Typus). Höcker von V-Gestalt, zwischen denen die Furchen, die mehr oder weniger quer stehen, mit Zement ausgefüllt sind, kennzeichnen die Backenzähne von lophodontem Typus (Abb. 215 C, D, E).

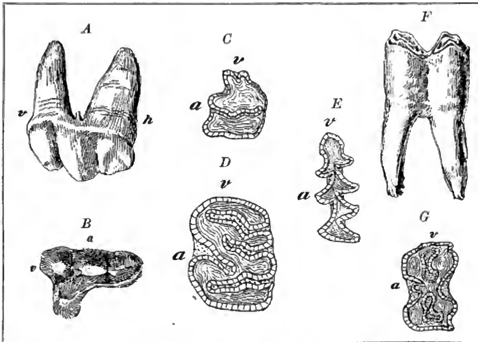


Abb. 215. *A* und *B* Oberer Reißzahn der Hyaene, von der Seite und von der Krone; *C—E* Abgekaute Backenzahnfläche mit Schmelzfalten von Nagern: *C* vom Hasen, *D* vom Biber, *E* von einer Wühlmaus. *F* und *G* Backenzahn vom Rind, seitlich und von der Kaufläche. *v* vorn, *h* hinten, *a* außen. Der Schmelz ist weiter, das Zahnbein enger gestrichelt, der Zement punktiert

Bei den selenodonten Backenzähnen sind die Höcker halbmondförmige Joche, die mit ihrer Längsrichtung parallel der Achse der Kiefer, zu zweit nebeneinander und hintereinander stehen (Abb. 215 F, G). Bei lophodonten und selenodonten Backenzähnen werden die Kronen schnell abgekaut, und die zwischen den Dentin- und Zementfeldern stehenbleibenden harten Schmelzleisten machen die Kaufläche rauh und steigern die Reibwirkung beträchtlich (vgl. auch Abb. 213 F). Diese Backenzahnformen findet man dementsprechend bei ausgesprochenen Pflanzenfressern: die lophodonten bei den Nagern, die selenodonten bei den Wiederkäuern.

Man kann die Anordnung der Zähne im Gebiß schematisch in einer Formel darstellen; wenn man die Schneidezähne mit i (Incisiven), die Eckzähne mit c (Caninen), die Prämolaren mit p und die Molaren mit m bezeichnet, wäre die vollständige Formel für das menschliche Gebiß $\frac{m3p2c1i2 \mid i2c1p2m3}{m3p2c1i2 \mid i2c1p2m3}$. Daß die Zahl der Zähne derselben Art im Ober- und Unterkiefer gleich ist, wie beim Menschen, ist durchaus nicht die Regel; wohl aber ist die rechte und linke Hälfte des Gebisses regelmäßig gleich, außer beim

männlichen Narwal, wo meist der linke obere Schneidezahn zum Stoßzahn wird, während der rechte verkümmert. Es genügt daher, die Hälfte der Formel zu schreiben, und zwar wählt man die rechte Hälfte, wobei noch die Zahnbezeichnungen fortbleiben können: $\frac{2123}{2123}$. Natürlich muß man bei solcher Abkürzung dann, wenn eine Zahnart nicht vertreten ist, eine 0 dafür einfügen; so würde die Zahnformel für die Maus lauten: $\frac{1003}{1003}$, d. h. es stehen in Ober- und Unterkiefer jederseits ein Schneidezahn und drei Molaren, Eckzahn und Lückenzähne fehlen.

Ein Blick auf einige große Säugerordnungen soll uns zeigen, wie sehr im einzelnen Fall die Gestaltung des Gebisses und seine Verrichtung zusammenstimmen.

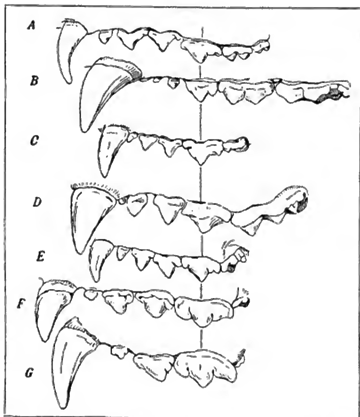


Abb. 216. Zähne des linken Oberkiefers von *A* Hund, *B* Bär, *C* Marder, *D* Dachs, *E* Ichneumon, *F* Hyaene, *G* Löwe. Der Reißzahn (hinterste Lückenzahn) ist durch die verbindende Linie gekennzeichnet. Nach Boas.

Der ursprünglichen trituberkularen Backenzahnform kommen die Höckerzähne der Allesfresser noch am nächsten. Die Ausnutzung dieser Zähne zu mahlenden Bewegungen wird durch die ziemlich freie Beweglichkeit des Kiefergelenkes ermöglicht: dieses gestattet außer der Auf- und Abwärtsbewegung auch seitliche Verschiebungen und Vorwärtsbewegungen des Unterkiefers gegen den Oberkiefer. Beim Menschen z. B. wird diese Mannigfaltigkeit der Bewegungen dadurch möglich, daß ein verschiebbarer Zwischenknorpel im Gelenk gleichsam eine transportable Pfanne für den Gelenkkopf des Unterkiefers darstellt. Von solchem universell beweglichen Kiefergelenk leiten sich dann die spezialisierten Gelenkformen ab, die bei anderen Säugern gefunden werden.

Die Raubtiere haben die Zahnformel $\frac{31xx}{31xx}$. Die Schneidezähne im Zwischen- und Unterkiefer wirken senkrecht gegeneinander und sind geeignet, Haut und Gefäße durchzubeißen und so das Beutetier tödlich zu verletzen. Die riesig ausgebildeten Eckzähne dienen zum Festhalten. Die Backenzähne sind sekodont; ihre Zahl und Größe ist wechselnd, besonders die der Molaren. Regelmäßig sind oben der letzte Lückenzahn und unten der erste Mahlzahn, die sogenannten Reißzähne, von hervorragender Größe. Sie werden zum Zerbeißen großer Stücke und zum Zerbrechen der Knochen verwendet; man kann an jedem fressenden Raubtier sehen, wie es unter schräger Haltung des Kopfes mit den Reißzähnen die Bissen abschneidet. Wie die Blätter einer Schere dicht aneinander vorbeistreichen müssen, damit sie gut schneidet, so auch die Reißzähne. Dementsprechend sind die Kiefergelenke der Raubtiere so gestaltet, daß dem Unterkiefer jede Möglichkeit seitlichen Ausweichens genommen ist. Der Gelenkkopf des Unterkiefers ist ein quergestellter Zylinder, der in eine rinnen- oder halbröhrenförmige Gelenkpfanne am Schädel genau ein-

paßt, ja zuweilen von ihr so umfaßt wird, daß z. B. an einem Marderschädel nach Entfernung aller Weichteile der Unterkiefer ohne besondere Befestigung seine Verbindung mit dem Schädel bewahrt. Die Molaren sind, mit Ausnahme des unteren Reißzahns, bei den reinen Fleischfressern sehr reduziert; bei den Formen, die auch pflanzliche Kost genießen, wie Dachs und Bären, sind sie nach Zahl und Größe besser ausgebildet (Abb. 216; vgl. A B D gegen die übrigen). Das Gebiß der Katzen ist $\frac{3131}{3121}$, das des Dachses $\frac{3141}{3142}$, wobei die Molaren sehr lang und groß sind, das des Waschbären $\frac{3142}{3142}$, das des braunen Bären $\frac{3142}{3143}$. Entsprechend dieser Bezahnung haben die Bären auch im Bau des Kiefergelenkes eine mehr ursprüngliche Form bewahrt und bilden gleichsam den Übergang zu den Allesfressern: die Gelenkpfanne stellt bei ihnen keine quere Rinne, sondern eine nach vorn verlängerte Grube dar, die auch seitliche Mahlbewegungen gestattet. Das gewaltige Gebiß der Raubtiere wird von riesigen Kaumuskeln bewegt, und diese haben auf die gesamte Gestaltung des Schädels wiederum einen merklichen Einfluß (Abb. 217 A). Die Ursprungsstelle des Schläfenmuskels, der an den Kronenfortsatz des Unterkiefers ansetzt, wird durch eine starke Knochenleiste in der Mittellinie des Schädels vergrößert, ähnlich wie bei den Hundskopf- und Menschenaffen (Abb. 217 B) mit ihrem kräftigen Gebiß; die Jochbogen, an denen ein andrer Kaumuskel, der Masseter, entspringt, sind stark, und da der Schläfenmuskel unter ihnen durchzieht, sind sie weit ausgebogen, um ihm den nötigen Spielraum zu gewähren. Mit der Kraftleistung beim Beißen steht es offenbar auch im Zusammenhang, daß bei den gewaltigsten Räubern, den katzenartigen, der Kieferteil des Schädels merklich kürzer ist als bei Hunden, Hyänen und Bären.

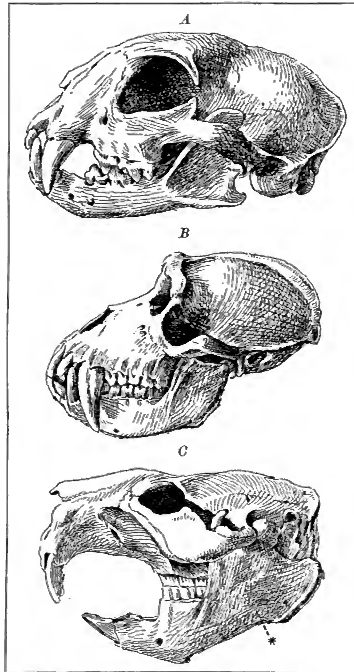


Abb. 217. Seitenansicht des Schädels vom Fuchs (*A*), Makak (*B*) und Biber (*C*).

Die Nager sind ausgezeichnet durch die Ausbildung der Schneidezähne als Nagezähne. Diese erlangen eine sehr bedeutende Größe, womit es zusammenhängen mag, daß oben und unten in jeder Kieferhälfte nur einer steht — nur bei den Hasenartigen ist oben ein sehr kleiner zweiter Schneidezahn vorhanden — und daß die Eck- und oft auch die

Lückenzähne fehlen (Eichhorn $\frac{1023}{1013}$, Maus $\frac{1003}{1003}$). Die Nagezähne haben keine geschlossene Wurzel, sondern wachsen dauernd weiter, wobei sie immerfort durch den Gebrauch abgenutzt werden. Sie stecken außerordentlich tief im Kiefer (Abb. 217 C bis *) und haben die Form eines Kreisbogens; daher wird der starke Druck, der beim Nagen auf ihre Schneiden wirkt, nicht unmittelbar auf ihr inneres Ende übertragen, wie das ja bei einem geraden Zahn sein würde, sondern verteilt sich auf die ganze Wandung der Alveole und wird so von einem großen Teil des Kiefers getragen, während andererseits das lebende Gewebe an der Wachstumsstelle nicht dadurch beeinträchtigt wird. Da der Schmelzbelag nur auf der Vorderseite stark, an den übrigen Seiten dagegen sehr dünn ist oder ganz fehlt und da das Zahnbein sich schneller abnutzt als der Schmelz, so bleibt die Schneide infolge der beständigen Abnutzung sehr scharf. Ein stetes Nagen ist diesen Tieren Bedürfnis, um dem fortwährenden Wachstum der Zähne die Wage zu halten, und bei solchen Nagern, die zeitweilig eine weichere Nahrung genießen, tritt dann die Notwendigkeit ein, auf andere Weise die Abnutzung zu beschleunigen: so nagen Eichhörnchen allerhand harte Gegenstände, wie Knochen und abgeworfene Geweihstangen an, ohne daß sie die abgenagten Stoffe zu ihrer Ernährung notwendig hätten; ein afrikanisches Eichhorn (Sciurus ebenivorus Duchaillu) benagt das Elfenbein der Elefantenzähne; ja Mäuse hat man beim Benagen von Schiefer beobachtet. Wenn aber ein solcher Zahn wegen Verletzung seines Gegenüber nicht mehr zum Nagen benutzt werden kann — wie etwa bei einem Hasen, dem ein Schuß die Nagezähne des einen Kiefers zerschmettert hat — so wächst er, mangels irgendwelcher Abnutzung, zu einem hauerartigen Gebilde heran (Abb. 218).

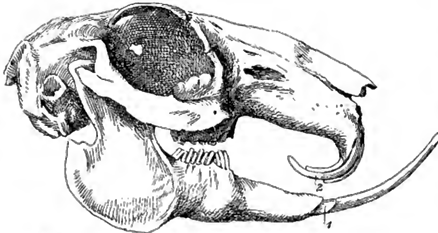


Abb. 218. Schädel eines Feldhasen (Lepus europaeus L.), bei dem infolge mangelnder Abnutzung die Schneidezähne hauerartig ausgewachsen sind.

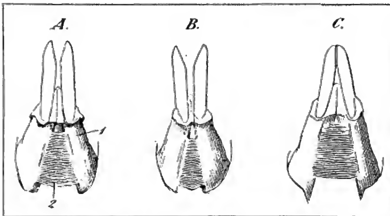


Abb. 219. Verschiedene Stellung der Nagezähne des Unterkiefers beim Eichhorn (Sciurus vulgaris L.).
1 Kieferknochen; 2 Muskel, der die Unterkieferhälften verbindet.
Nach Krumbach.

Höchst merkwürdig ist es, daß bei manchen Nagern die Schneidezähne des Unterkiefers durch Drehung der Kieferhälften gegeneinander ihre gegenseitige Lage verändern können; dies ist der Fall bei Eichhörnchen, Ratte und Murmeltier (Abb. 219). In der Ruhelage (A) stehen die Zähne einander parallel, wobei eine Lücke zwischen ihnen vorhanden ist; durch die Zusammenziehung eines Muskels (2), der die Unterkanten der locker

verbundenen Kieferhälften einander nähert, werden die Zähne gespreizt (B), durch die entgegengesetzte Wirkung eines Abschnitts der Kaumuskeln werden sie einander genähert (C). Dadurch wird ihre Verwendbarkeit erhöht. Gespreizt wirken die Zähne wie Fangzähne und mögen Eichhörnchen und Ratten bei Bewältigung lebender Beute gute Dienste leisten; zusammengepreßt erlangen sie größere Festigkeit zum Benagen härterer Stoffe. Die Beweglichkeit der unteren Nagezähne findet bei dem Eichhörnchen noch eine andere Verwendung: harte Pflanzensamen, wie Hasel- und Zirbelnüsse, werden von ihnen auf die Weise geöffnet, daß sie nur ein kleines Loch nagen; dahinein stecken sie die geschlossenen Zähne, um durch kräftiges Auseinanderspreizen derselben die Schale zu sprengen.

Die Nagetätigkeit erfordert eine Verschiebbarkeit der Kiefer von vorn nach hinten; denn bei dem scherenartigen Vorbeigleiten der unteren Zähne an der abgeschrägten Hinterfläche der oberen werden jene und mit ihnen der Unterkiefer nach hinten gedrängt. In der gleichen Weise verschieben denn auch die Nager ihre Kiefer beim Kauen; ihre Kaubewegungen sind reine Schlittenbewegungen von vorn nach hinten, wobei der seitlich zusammengedrückte Gelenkkopf in einer Rinne auf der Unterseite der Schläfenschuppe gleitet. Durch solche Bewegung kommen die quergerichteten Schmelzleisten der lophodonten Backenzähne zu sehr kräftiger Wirkung, da sie senkrecht zur Bewegungsrichtung stehen, wie die Leisten einer Feile; dazu sind bei vielen Formen, z. B. dem Biber und den Wühlmäusen (Arvicoliden), die Backenzähne unten offen und wachsen beständig fort wie die Nagezähne. Die echten Mäuse (Muriden) dagegen und die Eichhörnchen sind weniger weit fortgeschritten in der Anpassung ihrer Zähne; ihre Molaren sind Höckerzähne mit geschlossenen Wurzeln, und ihre Kaufähigkeit ist daher geringer; das wird auch der Grund sein, weshalb sie sich von gemischter Kost nähren, gegenüber der ausschließlichen Pflanzenkost jener anderen. Sie vermitteln damit den Anschluß an die Allesfresser.

In Anpassung an harte Pflanzenkost sind auch bei einzelnen Arten aus anderen Klassen Nagegebisse zur Ausbildung gekommen, die denen der Nager sehr ähnlich sind, so unter den Beutlern beim Wombat (Phascolomys), unter den Halbaffen beim Fingertier (Chiromys).

In ganz andrer Weise als die Nager sind die Huftiere an die Pflanzenkost angepaßt. Während dort die Schneidezähne an der Zerkleinerung der Nahrung bedeutenden Anteil haben, treten sie hier durchaus zurück und sind teilweise verschwunden, und den Backenzähnen, die stets in großer Zahl vorhanden sind, kommt die Hauptrolle zu. Bei primitiven Pflanzenfressern wie dem Tapir, die sich von saftreichen weichen Pflanzenteilen nähren, begegnen uns noch Höckerzähne, und solche kommen auch bei ausgestorbenen Rüsseltieren vor, z. B. dem Mastodon; beim Elefanten aber erinnern die Backenzähne mit ihren quergestellten Schmelzfalten an die Nager, und dem entspricht Vor- und Rückwärtsbewegung der Kiefer beim Kauen. Meist aber werden bei den Huftieren die Kiefer seitlich verschoben, und in Übereinstimmung damit verlaufen auf den Kauflächen der Zähne die Schmelzleisten vorwiegend in der Längsrichtung der Kiefer. Die Backenzähne der Pferde mit ihren breiten, fast ebenen Kauflächen zerreiben die aufgenommene trockne Nahrung aufs gründlichste; da sie sehr lange Kronen und ganz kurze Wurzeln haben, halten sie einer langdauernden Abnutzung stand. — Von besonderem Interesse ist Kieferbewaffnung und Kauakt bei den Wiederkäuern. Schneidezähne finden wir hier meist nur im Unterkiefer, oben fehlen sie in der Regel. Sie sind daher nicht nach oben, sondern nach vorn gerichtet und dienen mit ihren messerartigen, vorn verbreiterten Schneiden zum Abschneiden des mit der Zunge ergriffenen und in den Mund gezogenen Futterbündels;

die Wirkung kommt also nicht wie bei der Schere durch Zusammenarbeiten zweier Klingen zustande, sondern wie beim Messer. Die Eckzähne sind wenig ausgebildet und fehlen nicht selten. Die Backenzähne sind nach selenodontem Typus gebaut. Ihre Kaufläche aber ist nicht eben, sondern oben nach der Zungenseite, unten nach der Lippenseite stufenförmig abgesetzt (Abb. 213 F); sie wirken daher weniger zerreibend als zerquetschend, und das ist ganz angemessen bei Verarbeitung einer Nahrung, die schon mit Speichel durchtränkt und durch Gärungsvorgänge in den Vormägen aufgeschlossen ist. Beim Wiederkäuen wird der Unterkiefer von der Seite her mit schlagartiger Wucht gegen den Oberkiefer geführt, und zwar arbeitet er in streng dreizeitigem Takt; die beiden Vorbereitungsbewegungen bestehen in Öffnen und Seitwärtsführen des Unterkiefers, die Hauptbewegung führt wieder zum Schluß des Maules. Dabei wechselt entweder regelmäßig eine Bewegung nach rechts mit einer nach links (Kamel, Lama), oder auf eine Reihe Rechtsbewegungen folgt eine solche nach der anderen Seite; oft wird ein Bissen rechts, der nächste links gekaut. Der großen Beweglichkeit der Kiefer entspricht der Bau des Gelenks: der flache Gelenkkopf des Unterkiefers kann auf einer ziemlich großen Fläche frei gleiten, ohne durch vorspringende Ränder einer engen Pfanne behindert zu werden.

Wie labil das Gebiß in seinen Formen ist, und wie leicht es Umbildungen erfährt, in Anpassung an die besondere Art der Nahrung, das zeigt recht deutlich das Beispiel der Beuteltiere. Alle besitzen in ihrem Gebiß wichtige gemeinsame Merkmale wie die große Zahl von Zähnen und die Beschränkung des Zahnwechsels auf den letzten Prämolaren, während im übrigen durchaus eine Generation von Zähnen ausdauert; über deren Deutung, ob sie dem Milch- oder dem bleibenden Gebiß der Säuger entspricht, gehen die Ansichten auseinander. Trotz augenscheinlich gleicher Herkunft weichen aber die Gebißformen sehr voneinander ab. Die insektenfressenden Beutelmarder und Beutelratten haben ein zusammenschließendes Gebiß mit Höckerzähnen, und ihre Kieferbewegungen zeigen deutliche Rotationen. Der fleischfressende Beutelwolf (Thylacinus) zeigt in seinem Gebiß durch den sekodonten Typus seiner Backenzähne und die mächtigen Eckzähne eine ungemeine Ähnlichkeit mit den Raubtieren, und ebenso sind seine Kieferbewegungen durchaus schneidende Scherenbewegungen, ohne Exkursionen des Unterkiefers nach vorn und nach der Seite. Die Zahnbewaffnung des Wombat (Phascolomys), der sich von Wurzeln und Gras nährt, gleicht auffällig einem Nagergebiß: in jeder Kieferhälfte ist nur ein großer Schneidezahn vorhanden und die Eckzähne fehlen, wodurch eine große Lücke vor den Backenzähnen entsteht; die Schneidezähne tragen nur vorn und seitlich Schmelz und wachsen ebenso wie die Backenzähne beständig fort, so daß eine kräftige Abnutzung möglich wird. Beim Känguruh aber, einem echten Pflanzenfresser, finden wir in der Bildung der Zähne und dem Fehlen der Eckzähne Anklänge an das Gebiß der Wiederkäuer, und seine Kieferbewegungen erinnern an das Kauen des Lamas.

So sind also die Säuger durch ihr hochdifferenziertes Gebiß allen übrigen Wirbeltieren in der vorbereitenden Verarbeitung der Nahrung überlegen. Ein Zerschneiden und Zerreiben der Nahrung im Munde finden wir nur noch bei manchen Fischen, aber auch dort nicht in solcher Vollkommenheit. Meist wird die Beute ganz verschlungen oder es werden größere Teile von ihr abgezupft und unzerkleinert geschluckt. An eine genügende Ausnutzung der Nahrung ist unter solchen Umständen nur bei Fleischkost zu denken. Daher gehören unter den niederen Wirbeltieren die Pflanzenfresser zu den großen Ausnahmen: einige Fische ernähren sich so, unter den Reptilien eine Anzahl Schildkröten und wenige Echsen, wie die Meerechse Amblyrhynchus und die Landechse Conolophus

von den Galapagos-Inseln; erst unter den Vögeln nimmt eine größere Anzahl ihre Nahrung aus dem Pflanzenreiche, aber vorwiegend Samen und Früchte mit ihren reichen Eiweiß- und Stärkevorräten, weit seltner Blätter, wie die Gänse und Trappen. Unter den Säugern dagegen ist die Zahl der Pflanzenfresser so groß, daß man wohl sagen kann, mehr als die Hälfte der Arten ernähren sich auf diese Weise; von 3648 lebenden Säugerarten sind etwa 229 Arten Allesfresser, 1488 sind Fleischfresser, 1931 Pflanzenfresser; nach der Individuenzahl sind die Pflanzenfresser noch weit zahlreicher. Die Ausrüstung mit kauenden Zähnen ist es, die den Säugern dieses Nahrungsgebiet in solcher Ausdehnung zugänglich gemacht hat.

Im Zusammenhang mit der Kautätigkeit stehen eine Anzahl von Bildungen bei den Säugern, durch die sie sich ebenfalls von anderen Wirbeltieren unterscheiden. Damit die Nahrungsbrocken gründlich zerrieben werden, müssen sie immer wieder zwischen die zermalmenden Zahnreihen geschoben werden. Das geschieht von innen her durch die Zunge, von außen her durch die muskulösen Wangen. In keiner anderen Abteilung ist die Eigenmuskulatur der Zunge so hoch entwickelt wie hier, und nirgends sonst finden wir wie hier eine muskulöse Hautfalte, die den inneren Mundspalt überdeckt und die äußere Mundöffnung oft sehr stark in ihrer Erstreckung einschränkt. Die Wangen sind auch bei nichtkauenden, sekundär zahnlosen Säugern geblieben, z. B. bei dem Ameisenbären, dessen kurze Mundspalte zu der Länge seiner Kiefer (Abb. 203) in sonderbarem Mißverhältnis steht. Auch der schon bei Schildkröten und Krokodilen in ähnlicher Ausdehnung vorhandene harte Gaumen, der das Dach der Mundhöhle gegen den Nasenraum bildet, erhält bei den kauenden Säugern eine erhöhte Bedeutung als Widerlager für die Zunge beim Zerquetschen der Nahrungsballen.

In einigen Fällen aber wird auch bei den Säugern die Nahrung unzerkaut verschlungen, und das geht Hand in Hand mit Rückbildungen in der Kieferbildung und Bezahnung. Es zählen hierher die Ameisen- und Termitenfresser, der eine Honigsauger unter den Säugern und die Waltiere. Die Ameisen- und Termitenfresser gehören recht verschiedenen Ordnungen an; alle aber zeigen Umbildungen nach der gleichen Richtung: eine lange Fangzunge dient ihnen zur Aufnahme der Beute; der langgestreckten Mundhöhle entspricht die Länge der Kiefer; in diesen aber sind die Zähne spärlich vorhanden oder ganz geschwunden; der Unterkiefer ist schmal geworden und die Ansatzstellen für die schwache Kaumuskulatur, der Jochbogen und der Kronfortsatz des Unterkiefers, sind sehr zurückgebildet. Das Erdferkel (Orycteropus) Afrikas besitzt noch Zähne, die aber schmelzlos sind; die Schuppentiere (Manis) Asiens und Afrikas und die Ameisenbären (Myrmecophagidae) Südamerikas haben die Zähne ganz verloren, und selbst die Anlagen derselben treten bei Manis ganz vorübergehend auf, bei Myrmecophaga scheinen sie zu fehlen. Man hat wegen solcher Konvergenzen diese drei Formen mit noch andren zu der Gruppe der Zahnarmen vereinigt; die neuere Systematik aber stellt sie zu drei besonderen Ordnungen. In ähnlicher Weise hat der Ameisenigel (Echidna), einer der Vertreter der Kloakentiere, die Zähne verloren, und nur die Andeutung der Schmelzleiste ist in embryonaler Zeit nachweisbar. — Bei dem australischen Beuteltier Tarsipes, das mit Hilfe seiner langen Zunge Insekten und vor allem Nektar aus den Blüten holt, ist das Gebiß nach Größe und Zahl der Zähne sehr zurückgegangen.

Eine besondere Betrachtung erfordern die Waltiere. Wir haben zwei Gruppen, die in der Fischgestalt und anderen Anpassungen an das Wasserleben einander sehr ähneln, aber wohl verschiedener Abstammung sind: die Zahnwale und die Bartenwale. Infolge

der freischwimmenden und tauchenden Lebensweise ist wahrscheinlich zuerst die Kaubewegung bei ihnen zurückgebildet und damit zugleich ihre Kieferbewaffnung verändert. Die Zahnwale (Delphine, Pottwal) leben von größeren, wehrhaften Wassertieren mit glatter Oberfläche, wie Seehunden und Fischen, und ihr Gebiß ist trefflich geeignet zum Ergreifen und Festhalten solcher Beute; das heterodonte und einem einmaligen Zahnwechsel unterworfene Gebiß ihrer Vorfahren, das man noch bei dem alttertiären Zeuglodon findet, ist zu einer homodonten Bezahnung mit lauter kegelförmigen Fangzähnen (Abb. 204) geworden, die nicht gewechselt werden; sie erinnert an die eines Reptils, eines Krokodils oder Ichthyosaurus; die Zahl der Zähne ist größer als bei anderen Säugern, manchmal sehr groß, bei Delphinus longirostris fast 250. Andrerseits kann auch bei den Zahnwalen die Bezahnung fast ganz zurückgebildet werden: beim Weißwal (Delphinapterus leucas Gray) sind die Zähne hinfällig, beim Narwal (Monodon) fehlen sie den Weibchen ganz, bei den Männchen ist nur einer der Eckzähne des Oberkiefers zu einem Stoßzahn ausgebildet, der andre bleibt rudimentär; diese beiden Wale nähren sich von kleinen Fischen, Tintenfischen, Weichtieren, Krebsen u. dgl. — Dagegen leben die Bartenwale von kleinen schwarmweise frei herumschwimmenden Tieren, wie kleinen Fischen, Flügelschnecken (z. B. dem sogenannten Walfischaas, Clio borealis Brug.), Quallen, Krebschen; größere Beute kann ihren engen Schlund nicht passieren. Um sich dieser Nahrung zu bemächtigen, haben sie ein ungeheuer weites Maul — beim Grönlandwal nimmt es fast ein Drittel der Körperlänge ein; ihr verbreiterter Oberkiefer ist mit dicht hintereinander stehenden Barten besetzt, d. h. mit hornigen Platten von Gestalt eines rechtwinkligen Dreiecks, die mit der kleineren Kathete der oberen Mundwand ansitzen und die größere Kathete lippenwärts kehren; ihr Hypotenusenrand ist aufgefranst und begrenzt seitlich den Raum, in den die ungefüge Zunge hineinpaßt (Abb. 220). Die Barten bilden einen gewaltigen Seihapparat: die mit dem Wasser ins Maul gelangenden Tiere werden durch die aufgefransten Ränder zurückgehalten, während das Wasser beim Schließen des Mauls seitlich zwischen den Barten hinausgepreßt wird. Zahnanlagen, und zwar solche von beträchtlicher Größe, werden bei den Embryonen der Bartenwale wohl gefunden, aber sie werden vor der Geburt der Jungen zurückgebildet.

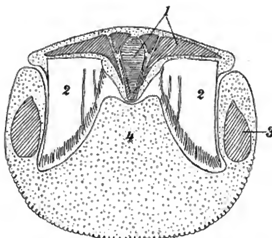


Abb. 220. Querschnitt durch den Kopf eines Bartenwals.
1 Schädelknochen, 2 Barten, 3 Unterkieferknochen, 4 Zunge. Nach Delage.

Ganz unabhängig voneinander haben eine Anzahl von Wirbeltiergruppen bald vereinzelt, bald in größerer Ausdehnung oder ganz allgemein unter Rückbildung der Zähne eine andre Kieferbewaffnung erhalten, nämlich hornige Scheiden, die den Ober- und Unterkiefer überziehen und zu Schnabelbildungen werden. Sie stellen einfach starke Verhornungen der die Kiefer und ihre Nachbarschaft bekleidenden Haut vor. Unter den Amphibien besitzt der sogenannte Armmolch der Sümpfe Karolinas, Siren lacertina L., eine solche Hornscheide über den Kiefern, die feine Hornzähne trägt, und einen Hornschnabel haben die Larven vieler Froschlurche, z. B. die Kaulquappen unserer Frösche und Kröten. In der Reihe der Reptilien zeigen die Schildkröten ganz regelmäßig eine solche Schnabelbildung (Abb. 221), und bei einigen ausgestorbenen Flugsauriern trugen wahrscheinlich

die langen Kiefer Hornschnäbel. Unter den Zahnvögeln der Kreidezeit hatte wohl Hesperornis um das unbezahnte Vorderende seines Oberkiefers eine Hornscheide, während das bezahnte Hinterende und der ebenso bewehrte Unterkiefer davon frei waren. Die jetzigen Vögel haben ausnahmslos Hornschnäbel, und von den Zähnen, die ihre Vorfahren



Abb. 221. Kaspische Wasserschildkröte (Clemmys caspia Gmel.) bei der Fischjagd.

sicher besaßen, ist auch embryonal keine Spur mehr zu entdecken. Unter den Säugetieren endlich hat das merkwürdige Schnabeltier Australiens eine solche Kieferbewehrung. Die Schnabelbildungen kommen Tieren von ganz verschiedener Lebensweise zu, Wasser-, Land- und Luftbewohnern, Fleisch- und Pflanzenfressern. Bei den Schildkröten z. B. haben die fleischfressenden Formen scharfe Schnabelscheiden, bei den pflanzenfressenden dagegen sind die Ränder der Schnäbel breit. Jedenfalls hat der Schnabel gegenüber den Fangzähnen eine mannigfachere Verwendung, da er einerseits ebenso wie jene einen kräftigen Pack-



Abb. 222. Fichtenkreuzschnabel
(Loxia curvirostra Gmel.).

apparat bildet, andrerseits aber auch schneidend wirkt und vor allem in seiner Ausbildung bei den Vögeln mit ihrem beweglichen Halse auch im geschlossenen Zustand eine kräftige Schlagwaffe darstellt. Der Vogelschnabel besitzt überdies eine ungemeine Anpassungsfähigkeit in seiner Gestalt; es seien aus der Fülle der Verschiedenheiten nur einige angeführt: der mit herabgebogener scharfer Spitze versehene Packschnabel der Raubvögel, Würger und Fliegenschnäpper; der kurze starke Knackschnabel der Körnerfresser; der Scherenschnabel des Kreuzschnabels (Abb. 222); der Meißelschnabel der Spechte; der Seihschnabel der Enten, der durch randständige quergestellte Hornlamellen im Ober- und Unterschnabel im kleinen ebenso zu einem Seihapparat wird wie das Maul der Bartenwale im großen. Ähnlich wie den Enten dient auch dem Schnabeltier sein breiter Schnabel, wenn es tauchend allerhand Getier, Würmer, Insektenlarven und Muscheln vom Boden der Flüsse heraufholt; die acht breitkronigen Zähne, die bei jungen Tieren hinten im Ober- und Unterkiefer stehen, werden bald abgenutzt und fallen aus; mit dem Schnabel vermag das Tier harte Muschelschalen aufzuknacken.

Um die aufgenommene Nahrung im Munde zu bewegen und nach hinten zu schaffen, bedarf der Boden der Mundhöhle einer gewissen Beweglichkeit. Bei den Fischen ist diese dadurch gegeben, daß Teile des Kiemenskeletts, die gegeneinander verschiebbar sind, in die ventrale Mund- und Schlundwand eingebettet und von der Mundschleimhaut überzogen sind; ein mehr oder weniger vorragendes Polster auf der vordersten Kopula, dem Verbindungsstück zwischen den Spangenhälften des zweiten Schlundbogens (Zungenbeinbogens) bildet die erste Spur jenes Organs, das bei den höheren Wirbeltieren als Zunge entwickelt ist. Da sie keine freie Beweglichkeit besitzt, sondern nur im Zusammenhang mit dem ganzen Kiemenskelett verschoben werden kann, geht dieser primitiven Fischzunge eine ausgiebigere Verwendbarkeit ab. Erst da, wo mit Eintritt der Lungenatmung der Kiemenbogenapparat eine Rückbildung und funktionelle Umwandlung erfährt, wird die Zunge selbständig. Die Kopula mit den ihr anhängenden Resten der zweiten und dritten Schlundspange erhält eine große Bewegungsfreiheit und bildet jetzt das Zungenskelett, das als Zungenbeinkörper (Kopula) mit den daran ansetzenden Zungenbeinhörnern (Schlundspangenresten) bekannt ist; die von ihnen ausgehenden Muskeln bilden die Außenmuskeln der Zunge. Indem sich vorn aus dem Mundhöhlenboden zwischen Kopula und Unterkiefer neue muskel- und drüsenreiche Bestandteile an die primitive Zunge angliedern, nimmt bei den Amphibien die Zunge an Umfang und Leistungsfähigkeit zu. Bei den Reptilien treten auch noch von den Seiten her Gewebspartien in den Verband der Zunge ein, und so wird diese zu einem immer bedeutenderen Organ, das durch weitere Ausbildung dieser Bestandteile in der Muskelzunge der Säuger den Höhepunkt seiner Entwicklung erreicht. Die an die primitive Zunge, wie sie bei den Fischen und Amphibienlarven dauernd vorhanden ist, angegliederten Abschnitte übertreffen diese schon bei manchen Amphibien an Umfang; sie erhalten eine mehr oder weniger reiche Binnenmuskulatur, deren Fasern im Innern der Zunge sowohl Ursprung als Ende finden, ohne an Skeletteile anzusetzen, und damit bekommt die Zunge eine reiche Beweglichkeit und wird in ihrer Verwendung immer vielseitiger. Ein Schluckorgan bleibt sie in den meisten Fällen; nur dort, wo sie, wie bei den Schlangen, bei der Massigkeit der aufgenommenen Nahrung gar nicht als Hilfe für das Schlucken in Betracht kommt, hat sie diese Art der Betätigung eingebüßt. Wo die Zunge ungenügend ausgebildet ist, werden daher andre Mittel für die Beförderung des Bissens in den Schlund notwendig. Wie dies bei den Schlangen durch abwechselndes Vorgreifen der Kiefer geschieht, wurde schon oben (S. 317) auseinandergesetzt. Der Eisvogel und der Wiedehopf können die ergriffene Beute wegen der Kleinheit ihrer Zunge nicht im Schnabel drehen und befördern; sie werfen sie daher in die Luft und fangen sie mit hochgestrecktem Kopfe auf, so daß sie gleich bis zum Anfang des Schlundes gelangt.

Häufig aber kann die Zunge weit aus dem Maule herausgeschleudert werden und dient dazu, kleinere Beute zu erfassen: sie ist zur Fangzunge geworden. Solche Fangzungen finden wir in der Reihe der Amphibien z. B. bei dem südeuropäischen Molch Spelerpes (Abb. 139, S. 219) oder bei unseren Fröschen, unter den Reptilien bei den Chamäleons (Taf. 14), unter den Vögeln bei den Spechten, Kolibris (Abb. 160) und Pinselzünglern und in der Klasse der Säuger bei den Ameisen- und Termitenfressern verschiedener Ordnungen, so bei dem seltsamen Ameisenigel (Echidna), dem Ameisenbeutler (Myrmecobius), den Schuppentieren (Manis), dem Erdferkel (Orycteropus) und den Ameisenbären (Myrmecophaga u. a. Gattungen, Abb. 90, S. 147). Diese Zungen werden teils durch besondere Drüsen ihrer Oberfläche, teils durch das Sekret der Mund-

drüsen klebrig gemacht und dienen nun als Leimrute zum Festhalten der getroffenen Beutetierchen. Bei Eidechsen und Schlangen kann die Zunge ebenfalls aus dem Maul vorgestreckt werden; außer zum Aufschlappen von Wasser wird sie hier als empfindliches Tastorgan verwendet.

Das Hervorstrecken der Zunge kann auf verschiedenem Wege zustande kommen. Beim Frosch ist der hintere Teil der Zunge mit dem Mundhöhlenboden verwachsen, der vordere Teil ist frei und liegt in der Ruhelage nach hinten umgeklappt im Maul; durch Verkürzung des Kinnzungenmuskels (M. genioglossus) wird dieser Teil wie eine Fliegenklappe nach außen herausgeschleudert; seine Klebrigkeit, die auf reicher Versorgung mit Drüsen beruht, wird noch dadurch vermehrt, daß er beim Herausklappen die Mündung der Zwischenkieferdrüse streift und mit deren Sekret benetzt wird. Da das freie Ende des ausklappbaren Zungenteiles kompakt ist und bei der Schlenderbewegung an dem weichen basalen Abschnitt zieht, wird die Zunge dabei nicht unbeträchtlich verlängert. — In allen anderen Fällen geschieht das Ausschleudern der Zunge durch Vorwärtsziehen des Zungenskeletts; an die Hörner des Zungenbeins setzen sich Muskeln an, die vom Unterkiefer entspringen, und ihre Verkürzung zieht die Zunge um so weiter nach vorn, je länger die Hörner und damit auch diese Muskeln sind. Im einzelnen sind die Einrichtungen mannigfach verschieden. Bei Spelerpes umgreifen die langen Zungenbeinhörner seitlich die Halsgegend und erstrecken sich weit unter die Haut des Rückens; dem stielförmigen Zungenkörper, der in eine Scheide zurückziehbar ist, sitzt die ovale eigentliche Zunge wie ein Pilzhut auf. Bei den Schlangen liegen die langen Zungenbeinhörner zu beiden Seiten des Halses (Abb. 223). Beim Chamäleon wird das blitzschnelle Herausschleudern der Zunge zwar auch durch Vorwärtszucken des Zungenskeletts bewirkt; aber das umfangreiche, kolbige Endstück der Zunge macht dabei einen viel größeren Weg als die Spitze des Zungenbeinkörpers. Dieser Kolben hat nämlich einen Hohlraum, mit dem er der Spitze des Zungenbeinkörpers aufsitzt wie ein Fingerhut der Fingerkuppe, und setzt sich in eine Schleimhautscheide fort, die in zahlreiche Querfalten gelegt über den Zungenbeinkörper hinzieht; durch Kontraktion der Eigenmuskulatur des Kolbens verengt sich sein Hohlraum, und damit wird ein kräftiges Abgleiten vom Stiel bewirkt. Dies fällt zusammen mit dem Vorzucken des Zungenskeletts; das kommt hier dadurch zustande, daß sich die kurzen Zungenbeinhörner, die in der Ruhelage mit dem Zungenbeinkörper einen spitzen Winkel bilden, um ihr freies Ende drehen, und so der Körper vorgestoßen und der ganze Apparat gestreckt wird (Abb. 224, vgl. 1 und 2 mit 1′ und 2′). Dadurch wird der Kolben weggeschleudert, soweit das die Länge der Scheide, die er mitreißt, gestattet. Zugleich wird dabei die Klebscheibe an der Spitze des Kolbens entfaltet, die bei ruhender Zunge eingestülpt ist. Ein Chamäleon, das von der Schnauze bis zum Hüftgelenk 157 mm mißt, kann seine Zunge bis auf 144 mm verlängern. In der Wand der Scheide liegt der Rückziehmuskel der Zunge.



Abb. 223. Röntgenbild des Vorderendes der Ringelnatter (Tropidonotus natrix L.). Unter den Rippenenden sind die Zungenbeinhörner sichtbar.

Das Zungenskelett der Vögel ist in den drei Familien, wo ein Hervorstrecken der Zunge vorkommt, stets so angeordnet, daß sich die langen Zungenbeinhörner unter der

Haut um den Schädel herumlegen und auf dessen Rückenseite bis zwischen die Augen und weiter reichen. Je länger diese Hörner sind, um so weiter läßt sich die Zunge herausstrecken. Unter den Spechten haben die ameisenfressenden Arten, der Wendehals, Grün- und Grauspecht, die längsten Zungen, die vorwiegend meißelnden Buntspechte dagegen die kürzesten; der Schwarzspecht hält die Mitte; beim großen Buntspecht ist der Zungenbeinapparat $2^1/_2$ mal so lang als der Oberschnabel, beim Schwarzspecht dreimal, beim Grünspecht viermal, beim Wendehals sogar fünfmal. Beim Buntspecht reichen die Zungenbeinhörner bis zwischen die Augen, beim Grünspecht und Wendehals legen sich ihre Enden zusammen und dringen gemeinsam durch ein Nasenloch (und zwar das rechte beim Grünspecht, öfter das linke beim Wendehals) in den Hohlraum des Oberschnabelknochens (Zwischenkiefers) ein, in dem sie fast bis zur Spitze reichen (Abb. 225); trotz-

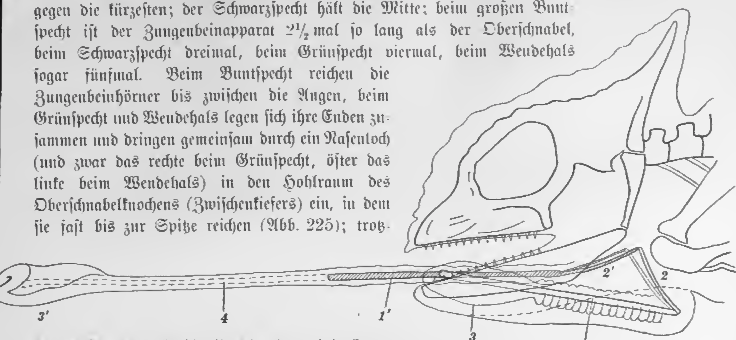


Abb. 224. Schema des Vorschnellens der Zunge beim Chamäleon. Das Zungenbein mit seinem Körper 1 und den Hörnern 2 geht in die schraffierte Lage 1' 2' über; dabei wird der Kolben 3 nach 3' vorgeschleudert und reißt die in der Ruhelage gefältelte Scheide mit, die im Innern den Hohlraum 4 zeigt.

dem sind sie beim Grünspecht immer noch zu lang, um dem Schädel dicht anzuliegen, sie bilden vielmehr zu beiden Seiten des Halses eine nach unten gerichtete Schlinge. Die Verschiebung des Zungenskeletts beim Vorstrecken der Zunge zeigt das umstehende Schema (Abb. 226). Die Zunge selbst ist bei den Spechten durch einen langen, dünnen Zungenbeinkörper (2) gestützt, dem nach vorn ein kleines Knöchelchen ansitzt, das Os entoglossum (1), das durch Verschmelzung der geringen Reste des zweiten Schlundbogens entstanden ist. Sie bildet ein festes Stilett, mit dem die Tiere weichhäutige, holzbohrende Insektenlarven oder Puppen aufspießen können: ihr Hornüberzug trägt dazu an der Spitze kleine Widerhäkchen, die beim Wendehals fehlen. Besondere Muskeln ermöglichen allerhand Bewegungen der herausgestreckten Zunge; bei den Ameisenfressern sind die Unterschnabeldrüsen (Abb. 225, 3) sehr groß und benetzen die Zunge mit ihrem klebrigen Schleim, so daß sie zur Leimrute wird. — Bei der Kolibrizunge bleiben Zungenbeinkörper und Os entoglossum kurz, und die Zunge wird durch einen langen, hornigen Ansatz verlängert und in einen langstieligen Pinsel verwandelt, mit dem die Tierchen Insekten aus dem Grunde der Blumenkelche herausholen (Abb. 160, S. 245). — Während die Zungenbein-



Abb. 225. Abgebalgter Kopf des Grünspechts (*Picus viridis* L.). 1 Zungenbeinhorn, das im Oberschnabel bis zu dem Pfeil reicht, mit seiner Muskelscheide 2; 3 Unterschnabeldrüse. Nach Leiber.

hörner bei all diesen Vögeln um den Schädel aufgebogen sind, liegen sie bei den mit Fangzungen versehenen Säugern ebenso wie bei den Schlangen zu seiten des Halses.

Die wurmförmige Zunge der ameisenfressenden Säuger weicht von der typischen Säugetierzunge sehr ab; diese ist vielmehr breit und flach und füllt den Boden der Mundhöhle sowohl der Länge wie der Breite nach vollkommen aus; sie kann mehr oder weniger weit aus dem Maule vorgestreckt werden, wenn auch nie so weit wie bei den Ameisenfressern. Dazu ermöglicht ihr die reiche Binnenmuskulatur eine große Beweglichkeit: so kann die Spitze beim Wasserschlappen aufgebogen werden, so daß sie ein Näpfchen bildet, und bei den Wiederkäuern stellt die Zunge einen Greifapparat dar, mit dem Grasbüschel u. dgl. umfaßt und gegen die Schneidezähne des Unterkiefers gedrückt werden. Die eigenartigste Betätigung der Säugerzunge ist das Lecken, und damit tritt sie vielfach in den Dienst der Nahrungsaufnahme oder der Hautreinigung. Für solche Verwendung ist die Oberfläche der Zunge rauh gemacht durch kleine verhornte Vorsprünge der Schleimhaut, die in ihrer Form oft an kleine Hautzähnchen bei Haifischen erinnern und mit der

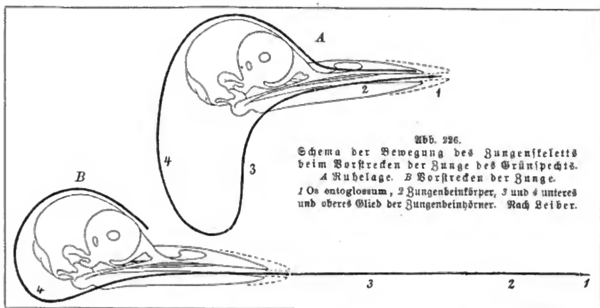


Abb. 226.
Schema der Bewegung des Zungenskeletts beim Vorstrecken der Zunge des Grünspechts. *A* Ruhelage. *B* Vorstrecken der Zunge. *1* Os entoglossum, *2* Zungenbeinkörper, *3* und *4* unteres und oberes Glied der Zungenbeinhörner. Nach Leiber.

Spitze gegen den Zungengrund gerichtet sind (Abb. 227); sie stehen über papillenförmigen Erhebungen der Lederhaut, und ihr Epithelbelag ist besonders auf ihrer konvexen Seite so stark verhornt, daß sie eine bedeutende Widerstandskraft erlangen können. Diese mechanisch wirkenden Zungenpapillen werden herkömmlich als fadenförmige Papillen bezeichnet; sie erreichen auf der Zunge des Rindes z. B. ein Länge bis zu 4 mm. Am stärksten sind die Fadenpapillen bei den Raubtieren und den Wiederkäuern ausgebildet; sie machen die Raubtierzunge zu einer Raspel, mit der die letzten Fleischreste von den Knochen abgekratzt werden, und den Wiederkäuern sind sie für die Gewohnheit des Salzleckens von Wichtigkeit. Ihre Wirkung spüren wir im kleinen, wenn wir uns von einer Katze lecken lassen; wie kräftig sie werden kann, erhellt daraus, daß die Kalbszunge in Schweden als Marterwerkzeug benutzt wurde in der Weise, daß man auf der Fußsohle des unglücklichen Delinquenten eine Salzlecke anlegte. Bei den Wiederkäuern sind außerdem die inneren Lippenränder und die Wangenschleimhaut mit ebensolchen Papillen besetzt; da sie beim Kauen die Lippen nicht schließen, mögen die Papillen dazu beitragen, das Herausfallen der Nahrung aus dem Munde zu verhindern. Sicherlich aber kommen ihnen auch Aufgaben bei der Verarbeitung der Nahrung zu.

Die Hauptbedeutung der fleischigen Zunge bei den Säugern steht im Zusammenhange mit der Kautätigkeit; sie dient zusammen mit den muskulösen Wangen dazu, die Nahrung beim Kauen zwischen die Backenzähne zu bringen und muß deshalb die volle Breite und Länge des Mundhöhlenbodens besitzen. Von dieser gewöhnlichen Form kann sie nur bei Tieren abweichen, die nicht kauen, also bei den Ameisenfressern und den Waltieren; bei jenen ist sie lang, wurmförmig, bei diesen aber bleibt sie vorn und hinten kürzer als der Mundhöhlenboden und ist in ihrer Bewegungsfähigkeit beschränkt. Ja, in vielen Fällen ist die Zunge der Säuger an der Verarbeitung der Nahrung noch unmittelbar beteiligt, indem sie weichere Nahrungsbrocken durch Anpressen an den harten Gaumen zerdrückt und der Durchspeichelung zugänglich macht; die Schleimhaut, die den Gaumen überzieht, ist durch verhornte Querleisten zu solcher mechanischen Betätigung ausgerüstet. Die Scheidewand des knöchernen Gaumens wird nach hinten noch durch das muskulöse Gaumensegel verlängert; dieses ragt so weit in die Mundhöhle herab, daß es den nach oben vorstehenden Kehlkopf mit seinem Kehldeckel von vorn her deckt und so den Luftweg vom Speiseweg trennt (Abb. 252 B). Auch das ist eine Besonderheit der Säuger, die durch das Zerkleinern der Nahrung im Munde notwendig wird. Für die zerkaute Nahrung wird dadurch ein paariger Weg geschaffen, der zu beiden Seiten um den Kehlkopf herum in den Schlund führt; nur bei den Menschenaffen und dem Menschen ist der Kehlkopf herabgedrückt und hat den Anschluß an das Gaumensegel verloren, ohne daß zunächst ein Grund dafür erkennbar wäre; damit ist für sie die Möglichkeit des „Verschluckens“ gegeben, vor der die übrigen Säuger bewahrt sind.

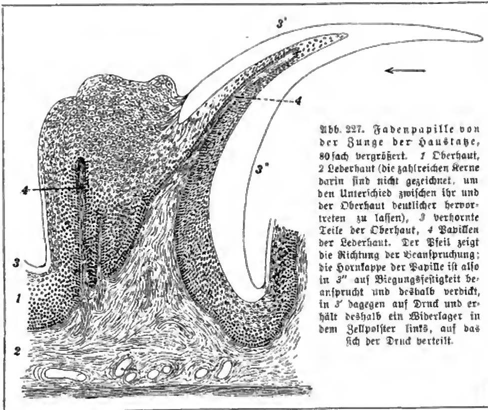


Abb. 227. Fadenpapille von der Zunge der Hauskatze, 80fach vergrößert. 1 Oberhaut, 2 Lederhaut (die zahlreichen Kerne darin sind nicht gezeichnet, um den Unterschied zwischen ihr und der Oberhaut deutlicher hervortreten zu lassen), 3 verhornte Teile der Oberhaut, 4 Papillen der Lederhaut. Der Pfeil zeigt die Richtung der Beanspruchung; die Hornkappe der Papille ist also in 3'' auf Biegungsfestigkeit beansprucht und deshalb verdickt, in 3' dagegen auf Druck und erhält deshalb ein Widerlager in dem Zellpolster links, auf das sich der Druck verteilt.

Bei den Säugern ist die Zunge zugleich Hauptträger der Geschmacksorgane, die hier vorwiegend auf ihr angesammelt sind; bei den übrigen Wirbeltieren sind sie auch auf anderen Teilen der Mundschleimhaut in regelmäßiger Anordnung vorhanden und können auf der Zunge ganz fehlen, bei den Fischen sind sie allgemein im Munde verteilt. Sie sollen uns an anderer Stelle näher beschäftigen. Hier sei nur darauf hingewiesen, daß ihnen eine Schutzfunktion für den Verdauungsapparat zukommt, indem sie schädliche und giftige Speisen signalisieren und deren Genuß verhindern. Wie wichtig ihre Aufgabe ist, geht aus der Menge der vorhandenen Geschmacksorgane hervor: beim Rind z. B. sind

nicht weniger als 32 500 Einzelorgane (Geschmacksknospen) vorhanden, beim Schwein deren fast 10 000.

Im Dienste der Ernährung stehen weiterhin auch die Drüsen, die ihr Sekret in die Mundhöhle ergießen, und die allgemein als Speicheldrüsen bezeichnet werden. Dies Sekret, der Speichel, besteht bei den meisten Wirbeltieren mit Ausnahme der Mehrzahl der Säuger und vielleicht mancher Vögel einfach aus Schleim und enthält keine verdauenden Fermente. Es hat vor allem die Aufgabe, die Nahrung anzufeuchten und schlüpfrig zu machen, um die Formung des Bissens zu erleichtern und das Schlucken zu befördern. Daher fehlen den wasserlebenden Wirbeltieren die Speicheldrüsen entweder ganz oder sind doch nur wenig ausgebildet. Die Fische besitzen keine zusammengesetzten Speicheldrüsen; nur die Becherzellen der Mundschleimhaut sondern hier Schleim ab; den Seeschildkröten fehlen diese Drüsen ebenfalls, und bei den Krokodilen sind sie sehr klein; bei solchen Vögeln, die ihre Nahrung im Wasser suchen, sind sie gering ausgebildet oder fehlen ganz; ebenso lassen die Waltiere sie vermissen, und bei den Robben sind sie sehr zurückgebildet. Dagegen finden wir bei solchen Tieren, die eine trockene Nahrung genießen, gut entwickelte Speicheldrüsen: so bei den herbivoren, besonders den körnerfressenden Vögeln, und bei den Grasfressern unter den Säugern.

Auch betreffs der Speicheldrüsen nehmen die Säuger gegenüber den anderen Wirbeltieren eine Sonderstellung ein; wir treffen bei ihnen neben den schleimbildenden, mukösen Speicheldrüsen mit ihrem zähen, fadenziehenden Sekret regelmäßig auch sogenannte seröse Speicheldrüsen, die einen wässerigen, eiweißhaltigen und, was besonders wichtig ist, meist fermentreichen Saft liefern; das Ferment des Säugetierspeichels ist ein diastatisches und verwandelt Stärke in Zucker. Eine Speicheldrüse kann entweder nur Schleim oder nur seröses Sekret absondern, oder sie liefert als „gemischte" Drüse beiderlei Sekrete. Die Besonderheit fermenthaltigen Speichels steht im engsten Zusammenhang damit, daß bei den Säugern die Nahrung schon im Munde mehr oder weniger gründlich zerkleinert und dem Ferment damit der Zutritt zu den stärkehaltigen Zellen ungemein erleichtert wird. Die Verdauung beginnt daher gleich nach der Aufnahme des Futters schon in der Mundhöhle.

Bei den Säugern sind stets drei bis vier Paare von größeren Mundhöhlendrüsen vorhanden, nämlich die in der Ohrgegend liegende Ohrspeicheldrüse (Parotis), deren Ausführgang an der Wange mündet, die zwischen Zungenbein und Wirbelsäule gelegene Unterkieferdrüse (Submaxillaris), deren Mündung nahe den unteren Schneidezähnen liegt, und eines der beiden oder beide Paare von Unterzungendrüsen (Sublingualis), von denen die eine, die Bartholinische Drüse, mit einem einfachen, die andere, die Rivinische Drüse, mit zahlreichen kleinen Ausführgängen ihr Sekret unter die Zunge ergießt. Außerdem stehen noch kleinere Drüsenkomplexe an den Wangen, den Lippen, am Gaumen und auf der Zunge. Die Parotis ist stets eine seröse Drüse; die übrigen können serös oder mukös sein oder auch gemischt, wobei wiederum die eine Art des Sekrets überwiegen kann. Die Größe der Drüsen überhaupt und das Verhältnis der serösen zu den Schleimdrüsen wird durch die Art der Nahrung bestimmt. Trockne Kost erfordert reiche Entwicklung der Speicheldrüsen; saftige Kost, wie sie die Fleischfresser haben, bedarf geringerer Durchspeichelung. Bei den Pflanzenfressern mit ihrer stärkereichen Nahrung, wie Wiederkäuern, Unpaarhufern und Nagern, überwiegen die Drüsen mit fermenthaltigem Sekret. So haben fast alle pflanzenfressenden Landtiere große Parotiden: beim Pferd ist die Parotis viermal so groß als die Submaxillaris und macht 75% der gesamten Drüsen-

masse aus; beim Rind ist ihre absolute Größe noch bedeutender, dazu ist bei ihm die Unterkieferdrüse vorwiegend serös; beim Biber ist die Parotis 20mal so groß als die Submaxillaris; beim Kaninchen ist nur die kleine Sublingualis mukös. Die rein muköse Sublingualis der Wiederkäuer ist klein, und beim Pferd, wo die Sublingualis vorwiegend mukös ist, macht sie nur 5% der gesamten Drüsenmasse aus. Der Speichel ist daher bei all diesen Tieren fermentreich und leistet eine nicht unbedeutende Verdauungsarbeit. — Bei den Fleischfressern ist die gesamte Drüsenentwicklung geringer; die Parotis ist bei ihnen klein und ihr seröses Sekret ist arm an diastatischem Ferment, das bei der Armut der Nahrung an unerschlossenen Kohlehydraten hier kaum notwendig ist. Die Rivinische Sublingualis der Fleischfresser ist mukös, Submaxillaris und die Bartholinische Sublingualis wenigstens gemischt.

Die Speicheldrüsen, die ein schleimiges Sekret absondern, dienen bei den ameisenfressenden Vögeln und Säugern dazu, die lange Fangzunge klebrig zu machen. Zu diesem Behufe haben sie hier eine stärkere Ausbildung erfahren als bei verwandten Formen: beim Grün- und Schwarzspecht (Abb. 225, *3*) sind sie weit größer als bei den Buntspechten; bei den ameisenfressenden Säugern ist die Submaxillaris z. T. von außerordentlicher Ausdehnung, z. B. beim Ameisenigel (Echidna) und vor allem beim Ameisenbären (Tamandua tetradactyla L.), wo sie vom Unterkieferwinkel bis zum Brustbein reicht.

Eine besondere Verwendung finden die Mundhöhlendrüsen bei manchen Reptilien als Giftdrüsen; ihr Sekret ist da nicht mukös, sondern eiweißhaltig und enthält ein spezifisches, nach den Arten verschiedenes Gift. Bei den Giftschlangen liegt die Giftdrüse am Oberkiefer und wird, wie die Oberkieferdrüse der Säuger, als Parotis bezeichnet; bei der einzigen giftigen Eidechse, dem Heloderma suspectum Cope in Texas, ist die Giftdrüse eine Unterkieferdrüse. Das Sekret fließt in die Bißwunde ein durch die Rinnen oder Kanäle der Giftzähne, die bei den Schlangen im Oberkiefer (vgl. oben S. 318), bei Heloderma im Unterkiefer stehen.

Die Besonderheit der Säuger, daß im allgemeinen nur bei ihnen die Nahrung zerkaut wird, macht sich weiterhin auch in der Beschaffenheit des Schlundes geltend. Bei den Säugern allein ist der Schlund eng; denn große Brocken gelangen gar nicht in ihn hinein, das Futter wird vorher zerschnitten und zerrieben. Bei den übrigen Wirbeltieren dagegen ist der Schlund meist weit, denn er muß die Nahrung gewöhnlich unzerkleinert hindurchlassen: der Hai verschlingt den Dorsch, der Wasserfrosch den Grasfrosch, die Riesenschlange das Wildschwein, der Reiher den Fisch, ohne ihn zu zerbeißen; nie aber verschluckt ein Säuger, die Zahnwale ausgenommen, größere Beute ganz. Die Länge des Schlundes wechselt; sie hängt nur von der Länge des Halses ab, hat aber keine Beziehung zur Art der Nahrung; denn der Schlund besitzt weder Verdauungsdrüsen noch resorbierendes Epithel, sondern ist mit einem geschichteten Epithel ausgekleidet, wie die Mundhöhle.

β) Der Magen.

Der Magen bildet im allgemeinen eine Erweiterung des Darmrohrs unmittelbar vor der Einmündung der Ausführgänge von Leber und Bauchspeicheldrüse und ist physiologisch durch die in ihm sich abspielenden Verdauungsvorgänge gekennzeichnet, nämlich eine Eiweißverdauung durch das Ferment Pepsin in Gegenwart von Salzsäure. Pepsin ist ein Ferment, das den Wirbeltieren eigentümlich ist. In der Reihe der Wirbellosen kommen höchst wahrscheinlich nur tryptische eiweißlösende Fermente vor, wie sie bei den Wirbeltieren von der Bauchspeicheldrüse geliefert werden; diese wirken am

besten in alkalischer oder neutraler Lösung und werden durch Säure unwirksam; Pepsin dagegen ist in saurer Lösung wirksam. Dadurch ist es möglich, daß die Zeit, während deren die Nahrung im Magen mit seiner starken Säureabscheidung verweilt, für die Verdauung nutzbar gemacht wird. Übrigens ist die Eiweißspaltung durch Pepsin nur eine Vorverdauung; die Spaltung der Eiweißstoffe durch Trypsin ist viel energischer.

Der Pepsin und Salzsäure enthaltende Magensaft wird durch bestimmte Drüsen, die Magen- oder Fundusdrüsen, abgesondert. Nur wo diese vorhanden sind, kann man in physiologischem Sinne von einem Magen sprechen; eine bloße Erweiterung des Darmrohres, in die sich kein Magensaft ergießt, verdient diese Bezeichnung nicht. Die Fundusdrüsen liegen in der Magenwand, und zwar stets nur an solchen Stellen, wo diese, wie der Darm, ein einschichtiges Epithel trägt. Man darf aber keineswegs die Grenze des Magens mit derjenigen dieses Drüsenvorkommens gleichsetzen. Wir finden vielmehr im Magen Gebiete, die mit andersartigen Drüsen besetzt sind, und oft sind, im Anschluß an den Schlund, Teile der Magenwand ganz frei von Drüsen; ja bei einem Schuppentier (Manis javanica Desm.) sind die Fundusdrüsen sogar in einen Blindsack verlegt, der einen Anhang des Magens bildet, der eigentliche Raum aber, in dem die Magenverdauung stattfindet, enthält keine solchen Drüsen. Wir bezeichnen also als Magen jenen Abschnitt des Darmrohrs, in den sich das Sekret der Magendrüsen ergießt.

Manchen Wirbeltieren fehlen nun die Magensaft bildenden Drüsen ganz. Unter den Fischen gibt es solche, bei denen zwar eine magenartige Erweiterung des Darmrohres vorhanden ist, Magendrüsen aber nicht vorkommen, während bei anderen die Drüsen da sind, ohne daß der betreffende Darmabschnitt erweitert wäre. Außer beim Amphioxus fehlt der Magen namentlich in den Familien der Rundmäuler, Karpfenartigen und Lippfische. Nahe Verwandte verhalten sich zuweilen ganz verschieden: der Schlammpeitzger (Cobitis fossilis L.) hat keinen Magen, bei der Bartgrundel (Cobitis barbatula L.) ist ein solcher vorhanden; ebenso fehlt er beim Zwergstichling (Gasterosteus pungitius L.) im Gegensatz zum gemeinen und Meerstichling (G. aculeatus L. und spinachia L.). Man darf daher wohl annehmen, daß in vielen Fällen der Mangel des Magens nicht ein von alten Vorfahren ererbter ursprünglicher Zustand, sondern daß er erst sekundär aufgetreten ist. Auch einigen Säugern, nämlich den Kloakentieren (Ornithorhynchus und Echidna) fehlt ein Magen mit Magendrüsen. Die oben schon erwähnte Tatsache, daß die Eiweißverdauung im Magen nicht der einzige Vorgang dieser Art ist, sondern daß ihr noch die wichtigere Darmverdauung durch das Sekret der Bauchspeicheldrüse folgt, macht es uns verständlich, daß jene ausfallen kann. Ja sogar dort, wo ein Magen vorhanden ist, kann seine Funktion unter Umständen entbehrt werden. Ermutigt durch Versuche an Hunden, die nach Herausnahme des Magens sich lange am Leben erhalten ließen, haben die Chirurgen bei Menschen, wo Magenkrebs den ganzen Magen zerstört hatte, diesen herausgenommen und die Patienten noch Jahre lang am Leben erhalten können.

Die Verdauung der Eiweißstoffe durch peptische Fermente ist eben nur eine Nebenfunktion des Magens; wichtiger ist seine Aufgabe, einen Schutzapparat für den Darm zu bilden. Die Salzsäure des Magens ist ein starkes Antiseptikum, das für viele der mikroskopischen Fäulnis-, Gärungs- und Krankheitserreger tödlich wirkt. Cholerabazillen z. B. werden dadurch vernichtet; wenn man einen Hund mit solchen füttert, so erkrankt er nicht, solange der Magen gut funktioniert; pumpt man ihm aber den Magen aus und führt dann die Bazillen ein, so daß sie den Magen schnell passieren und von der Säure ungeschädigt in den Darm gelangen können, so kommt es zur Infektion.

Die Größe des Magens steht in Beziehung zur Beschaffenheit der Nahrung. Ist diese reich an Nährstoffen und leicht aufschließbar, so genügt die Aufnahme geringer Mengen; ist sie dagegen nährstoffarm oder ist sie schwer verdaulich und bedarf längerer Vorbereitung, so muß viel aufgenommen werden. Schwer verdauliche und nährstoffarme Kost genießen außer manchen Vögeln besonders viele Säuger. Bei den Vögeln wird der Magen als Nahrungsreservoir entlastet durch eine Erweiterung des Schlundes, den Kropf. Bei den Säugern aber lassen sich die Beziehungen der Nahrung zur Größe des Magens aufs deutlichste erkennen: während die Fleischfresser den verhältnismäßig kleinsten Magen haben, zeigt er bei Tieren mit gemischter Kost, wie den Primaten, schon stärkere Erweiterung; bei den Pflanzenfressern aber, vor allem bei den Grasfressern, nimmt er zuweilen ganz außerordentlich an Umfang zu.

Die Erweiterung des Magens der Säuger bedeutet aber durchaus nicht eine Vermehrung der drüsenbesetzten Schleimhaut. Während kleine Mägen in ihrer ganzen Ausdehnung von einem einschichtigen drüsenreichen Epithel ausgekleidet sind, enthalten vielmehr die vergrößerten Magen in der Umgebung der Schlundeinmündung einen mehr oder weniger umfangreichen Abschnitt, der mit demselben drüsenlosen geschichteten Epithel bedeckt ist, wie es den Schlund auskleidet (Abb. 228). Es ist offenbar der Endabschnitt des Schlundes erweitert und in den Magen einbezogen; nicht um Vergrößerung der sezernierenden Oberfläche und damit Vermehrung des Magensaftes, sondern um räumliche Ausdehnung handelt es sich. In diesem Schlundabschnitt des Magens kann die durch den Mundspeichel eingeleitete Auflösung der Kohlenhydrate noch eine Zeitlang weiter gehen, ehe durch die Säure des Magensaftes die Wirksamkeit des Speichelferments vernichtet wird. Aber auch bei einem Magen, der ganz von Darmschleimhaut ausgekleidet ist, kommt, wenn schon Nahrung im Magen vorhanden ist, das neu aufgenommene Futter nicht sogleich in Berührung mit den sezernierenden Magenwänden, sondern lagert sich zunächst in die Mitte des Mageninhalts ein und bleibt dort eine Zeitlang vor der Einwirkung des Magensaftes gesichert.

Ein Schlundabschnitt fehlt ganz im Magen der Raubtiere (Abb. 228, B) und Insektenfresser einschließlich der Fledermäuse; bei den Allesfressern ist das Verhalten verschieden: Mensch (A) und Schwein haben keinen Schlundabschnitt, beim Pekari (Dicotyles) ist ein solcher vorhanden. In verschiedener Ausdehnung tritt der Schlundabschnitt regelmäßig bei den Pflanzenfressern, besonders den Nagern (C, D) und Huftieren (E, F) auf, kommt auch den pflanzenfressenden Känguruhs und Faultieren (Bradypus) zu und ist nicht unbedeutend bei einigen Schuppentieren (Manis longicaudata Shaw und tricuspis Rafin.). Lehrreich ist es, den Umfang der Schlundabteilung bei verschiedenen Nagern zu vergleichen: dem allesfressenden Eichhorn fehlt sie ganz und ist bei den echten Mäusen mit ihrer gemischten Kost (C) viel kleiner als bei den ausschließlich pflanzenfressenden Wühlmäusen. Bei der Schermaus (Microtus terrestris L.) erscheint der Magen durch eine seichte Einschnürung in zwei Abschnitte geteilt, einen Schlundabschnitt und einen drüsigen Abschnitt, und noch deutlicher wird diese Teilung beim Hamster (D). In der Gruppe der Waltiere läßt sich eine zusammenhängende Reihe aufstellen, die von einem einfachen Drüsenmagen zu solchen führt, wo der Schlundabschnitt als Vormagen scharf von dem Drüsenmagen gesondert ist. Bei Pferd (E) und Esel nimmt die Schlundabteilung etwa ein Drittel, beim Nashorn die Hälfte des Magens ein. Bei den Wiederkäuern (F) übertrifft sie den Drüsenmagen bei weitem an Ausdehnung und ist nicht bloß von ihm gesondert, sondern zerfällt wiederum in mehrere Abschnitte mit verschiedener Verrichtung.

Die größten von ihnen, der Pansen (Abb. 229, *2*) und der ihm anhängende kleinere Netzmagen (Haube, *3*), so genannt wegen der netzförmig angeordneten leistenförmigen Erhebungen seiner Schleimhaut, liegen in unmittelbarer Fortsetzung des Schlundes. Von der Schlundmündung führt in der Richtung gegen den Drüsenmagen die sogenannte Rinne (*4*), die von

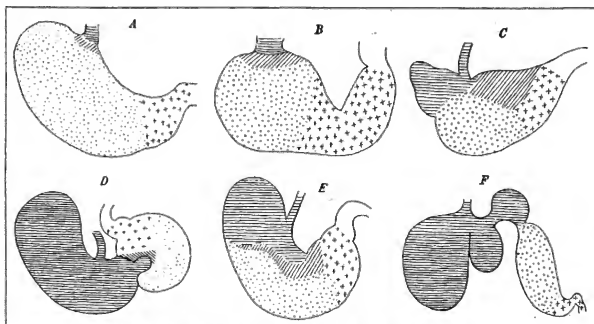


Abb. 228. Schemata der Mägen von Mensch (*A*), Hund (*B*), Ratte (*C*), Hamster (*D*), Pferd (*E*) und Wiederkäuer (*F*). Das geschichtete Epithel des Schlundes und des Schlundabschnittes des Magens ist durch wagrechte Linien bezeichnet; das einschichtige Epithel des Magens zeigt verschiedene Drüsenbildungen (schräg gestrichelt Kardiadrüsen, punktiert Fundusdrüsen, gekreuzt Pylorusdrüsen). *A B F* nach Oppel, *C E* nach Edelmann, *D* nach Toepffer.

zwei starken Schleimhautfalten gegen den Pansen begrenzt wird; sie mündet in den Blättermagen (Psalter, Buch, *5*), dessen Schleimhaut hohe, dichtstehende, parallele Falten trägt, die wie Blätter eines Buches nebeneinander stehen. An ihn schließt sich dann der eigentliche oder Labmagen an. Bei Kamel und Lama fehlt der Blättermagen, und die Rinne führt in einen drüsenlosen, aber von einschichtigem Epithel ausgekleideten Abschnitt des Labmagens, der wahrscheinlich den Blättermagen funktionell ersetzt. — Die aufgenommene Nahrung, die meist aus Gras und Blättern besteht, gelangt, ohne gründlich zerkaut zu werden, in den Pansen und Netzmagen (Abb. 229). Dort wird die Zellulose der Zellwände zum Teil gelöst, aber nicht wie bei der Weinbergschnecke oder dem Flußkrebs durch ein Ferment, das die Zellulose in lösliche Zuckerarten überführt und so für die Ernährung nutzbar macht, sondern durch Gärung, die durch Bakterien hervorgerufen wird. Dadurch zerfällt die Zellulose in Kohlensäure und Sumpfgas ($C_6H_{10}O_5$ [Zellulose] $+ H_2O$ [Wasser] $= 3CO_2$ [Kohlensäure] $+ 3CH_4$ [Sumpfgas]). Der in den Zellen der Futterpflanzen eingeschlossene Inhalt, Eiweißstoffe und Stärke, wird damit frei und den Fermenten der Speicheldrüsen, des Magens und der Bauchspeicheldrüse zugänglich. Im

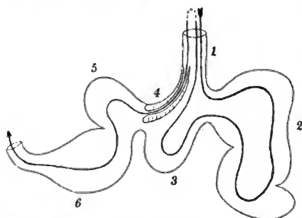


Abb. 229. Wiederkäuermagen, schematisch; die Pfeillinie deutet den Weg des Futters an. *1* Schlund, *2* Pansen, *3* Netzmagen, *4* Rinne, *5* Blättermagen, *6* Labmagen.

Pansen und im Blinddarm, wo ähnliche Gärungen vor sich gehen, verschwinden so drei Viertel der aufgenommenen Zellulose. Die im Pansen derart vorbereitete Masse wird in hühnereigroßen Brocken wieder in den Mund heraufbefördert und jetzt gekaut und mit Speichel durchsetzt: das ist das Wiederkäuen. Nach 50—80 Mahlbewegungen wird der Bissen geschluckt und durch neuen Vorrat aus dem Pansen ersetzt; er wird durch die Rinne in den Blättermagen geleitet, wo die gegeneinander beweglichen Blätter etwaige gröbere Teile noch vollends zerreiben und die reichlich darin enthaltene Flüssigkeit abpressen; sie fließt in den Labmagen ab und wird dort resorbiert. Diese trocknende Tätigkeit des Blättermagens scheint bei den Kamelen der vordere Abschnitt des Labmagens zu besorgen. So getrocknet gelangt der Speisebrei in den Labmagen und wird vom Magensaft durchsetzt, ohne daß dieser zu sehr verdünnt würde. Die Säure des Magensaftes tötet die Gärungsbazillen ab und bewahrt so den Darm vor Schädigung. — Das Wiederkäuen geschieht, wenn das Tier ausruht, im sicheren Schlupfwinkel. So können diese flüchtigen, meist wenig wehrhaften Tiere große Mengen von Nahrung in kurzer Zeit aufnehmen, um sie dann in Sicherheit gründlich zu verarbeiten. Hier wird also der Vorratsmagen zugleich dem Aufschluß der mageren, schwer verdaulichen Kost dienstbar als Gärungsmagen.

Bei den Vögeln, wo mangels kauender Zähne nur eine sehr unvollkommene Zerkleinerung der Nahrung durch den hornigen Schnabel stattfindet, übernimmt ein Teil des Magens mechanische Aufgaben und wirkt als Kaumagen. Es ist aber hier nicht der dem Schlund benachbarte Abschnitt, der in Fortsetzung des geschichteten, oberflächlich verhornten Schlundepithels eine harte, widerstandsfähige Wandung bekommen hätte, sondern die drüsenbesetzte Schleimhaut des hinteren Magenabschnittes mit ihrem einschichtigen Zylinderepithel ist in eigentümlicher Weise zur Bildung eines Reiborgans umgestaltet: das Sekret der Drüsen erstarrt nämlich zu einer lederartig harten, hornähnlich aussehenden Masse, die den Kaumagen auskleidet und in dem Maße, wie sie sich beim Gebrauch abnützt, durch die fortdauernde Tätigkeit der Drüsen wieder ersetzt wird. Während sich bei den Raubvögeln dieser Magenabschnitt wenig vom eigentlichen Drüsenmagen absetzt, seine Wände dünn und die auskleidende Sekretmasse verhältnismäßig weich ist, bildet bei Pflanzen- und besonders bei Körnerfressern der Muskelmagen einen wohl gesonderten Darmteil mit stark muskulösen Wandungen (Abb. 230). Auf beiden Flächen des linsenartig flachgedrückten Organs befinden sich Sehnenplatten, von denen die Muskelfasern, z. T. unter spitzwinkliger Kreuzung, zu der anderen Seite hinüberziehen. So entstehen zwei dicke Muskelhalbringe (Abb. 230B), deren Zusammenhang an der vorderen und hinteren (rostralen und kaudalen) Kante des Magens je durch einen dünneren Zwischenmuskel mit anderer Faserrichtung unterbrochen wird. Der Magen arbeitet in der Weise, daß sich zuerst die Zwischenmuskeln zusammenziehen und die in ihrem Bereich gelegenen Speisemassen in die eigentliche Magenhöhle schieben; dann werden durch gleichzeitige Kontraktion der beiden Hauptmuskeln die Magenwände mit gewaltigem Druck gegeneinander gepreßt und zugleich verschoben, wobei die Speisemasse wieder in den Bereich der Zwischenmuskeln entweicht; von 20 zu 20 Sekunden folgen sich diese Bewegungen in regelmäßiger Wiederholung. Wie gewaltig die Kraft des Muskelmagens ist, haben zahlreiche Versuche gelehrt; so stellte Reaumur fest, daß im Magen eines Truthuhns Eisenröhren plattgedrückt werden, die einer Belastung von 437 Pfund standhielten. Dadurch wird die vegetabilische Nahrung gründlich zermahlen, die Zellulosehüllen der Zellen werden gesprengt und den Fermenten der Weg geöffnet. Die Wirkung der gegeneinander geriebenen Wände wird noch durch aufgenommene Steinchen erhöht, die nach längerem Verweilen im Kaumagen durch die

Reibtätigkeit abgeschliffen und aller Kanten und Ecken beraubt erscheinen. Die Aufnahme von Steinchen ist bei den Körner- und Gesämefressern am reichlichsten, entsprechend der bedeutenden Härte und Widerstandsfähigkeit ihres Futters; an den allesfressenden Krähen hat man beobachtet, daß sie bei pflanzlicher Kost mehr Steine aufnehmen als bei tierischer. Vielleicht hängt das Verschlingen von Steinchen bei Pflanzenfressern auch mit dem Kochsalzbedürfnis des Körpers zusammen, das durch pflanzliche Nahrung erhöht wird. — Einen Kaumagen, der dem der Vögel ähnlich ist, finden wir auch bei Krokodilen, und auch diese verstärken seine Wirkung durch Aufnahme von Steinen. Ja man hat auch

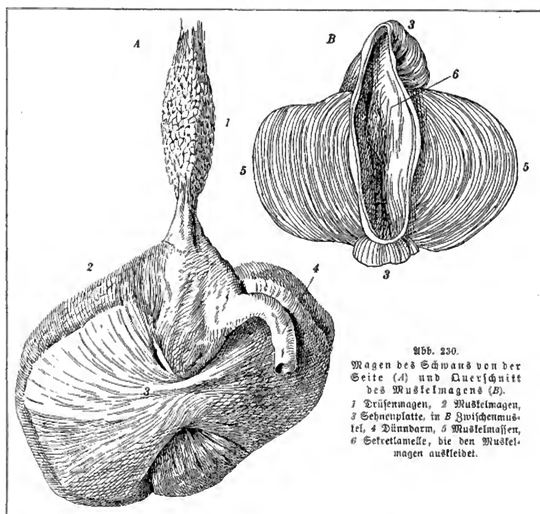


Abb. 230.
Magen des Schwans von der Seite (*A*) und Querschnitt des Muskelmagens (*B*).
1 Drüsenmagen, 2 Muskelmagen, 3 Sehnenplatte, in *B* Zwischenmuskel, 4 Dünndarm, 5 Muskelmassen, 6 Sekretlamelle, die den Muskelmagen auskleidet.

an bestimmten Stellen in den versteinerten Resten der krokodilähnlichen Teleosaurier der Jurazeit abgeschliffene Steinchen gefunden und daraus den Schluß gezogen, daß sie ebenfalls einen solchen Kaumagen besaßen.

Im Muskelmagen werden auch bei den fleisch- und insektenfressenden Vögeln sowie bei vielen Fischfressern die verdaulichen Teile der Nahrung von den harten, unverdaulichen Bestandteilen, wie Haaren und Knochen, Fischschuppen, Insektenpanzern u. dgl., gesondert; diese Reste werden zu länglichen Klumpen zusammengepreßt und durch den Mund als Gewölle nach außen geschafft.

γ) Der Darm und seine Anhänge.

Die bisher betrachteten Verdauungsvorgänge, die durch die Fermente des Speichels und Magensaftes veranlaßt werden, sind mehr akzessorischer Natur, wie sich schon daraus ergibt, daß sie nicht allgemein bei den Wirbeltieren verbreitet sind, sondern mehrfach

fehlen. Damit ist ihre Bezeichnung als Vorverdauung gerechtfertigt. Die Hauptverdauung dagegen findet im Mitteldarm statt; aber der wirksame Verdauungssaft ist nicht etwa das Sekret der Darmschleimhaut, der Darmsaft, sondern dasjenige der Bauchspeicheldrüse oder des Pankreas und in zweiter Linie das der Leber. Diese beiden Verdauungsdrüsen kommen allen Wirbeltieren ohne Ausnahme zu; nur beim Amphioxus ist bloß eine Anhangsdrüse des Darms vorhanden, die man hergebrachterweise als Leber bezeichnet, ohne ihre Verrichtung genauer zu kennen.

Der Darm bietet somit den wichtigsten Verdauungsraum. Er muß daher geräumig sein, wo große Nahrungsmengen aufgenommen werden, wie bei den Pflanzenfressern, und kann dort eng sein, wo eine geringe Masse Nahrung genügt, wie bei den Fleischfressern. Aber er hat noch eine andere hervorragende Bedeutung: er ist das Hauptresorptionsorgan. Für die Resorptionstätigkeit des Darmes kommt die Größe seiner Oberfläche in Betracht; je mehr Oberflächenteile resorbierend tätig sind, um so energischer wird die Resorption vor sich gehen. Natürlich ist für die Größe der Oberfläche in erster Linie die Länge und Weite des Darmrohrs von Bedeutung; dort wo wegen großer Mengen magerer Nahrung ein weiter und langer Darm vorhanden ist, wird damit auch eine größere Oberfläche zur gehörigen Ausnutzung der geringen vorhandenen Nährstoffe gegeben. Überall aber in der Wirbeltierreihe, Amphioxus wiederum ausgenommen, ist die Darmschleimhaut nicht einfach glatt, sondern ihre Oberfläche wird durch Bildung von Falten oder noch bedeutender durch feine kegelförmige oder zylindrische Erhebungen, sogenannte Zotten, vermehrt, bei den Fischen und Amphibien in geringerem Maße, bei den Reptilien und besonders den Vögeln und Säugern ausgiebiger. Im Fischdarm begegnen wir meist Schleimhautfalten, in wechselnder Zahl und Anordnung. Nur eine große, der Darmrichtung parallele Falte enthält der Darm der Rundmäuler; bei den Selachiern ist die Länge dieser einen Falte und damit ihre Oberfläche dadurch beträchtlich vermehrt, daß sie in mehr oder weniger engen Spiralwindungen verläuft (Abb. 231). So macht die Spiralfalte in dem 16 cm langen Mitteldarm des Heringshaies (Lamna cornubica Flem.) 40 Umdrehungen und bewirkt damit eine Vergrößerung der Oberfläche dieses Darmabschnittes auf das Sechsfache; freilich wird durch eine so eng gewundene Spiralfalte die Bewegung der Nahrung im Darm sehr verlangsamt. Eine Spiralfalte finden wir auch bei Schmelzschuppern und Lurchfischen, und in früheren Perioden kam sie auch höheren Tierformen zu; daß z. B. die Ichthyosaurier und andere alte Reptilien eine solche besaßen, geht aus der gedrehten Form ihrer versteinerten Kotballen, der Koprolithen mit Sicherheit hervor. Bei den Knochenfischen sind zahlreiche, aber niedrigere Falten vorhanden, die oft netzartig miteinander verbunden sind. Zotten sind bei den Fischen selten und fehlen bei den Amphibien; bei den Reptilien kommen sie nur wenigen Formen zu, fast allgemein aber sind sie bei den Vögeln und den Säugetieren verbreitet, deren Darmschleimhaut dadurch ein samtiges Aussehen erhält. Sie bewirken die ausgiebigste Vermehrung der Oberfläche; beim menschlichen Dünndarm z. B. ist diese durch den Besatz

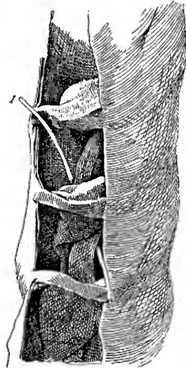


Abb. 231. Darm des glatten Haies (Mustelus laevis Risso) aufgeschnitten, um die Spiralfalte zu zeigen. In das Darmlumen ist eine Sonde (f) eingeführt.

mit Zotten mindestens doppelt so groß (über 1 m^2), als sie bei glatter Schleimhaut sein würde.

Eine Vermehrung der Kapazität und Oberfläche des Darmes wird durch die Blinddärme herbeigeführt. Sie fehlen den meisten Selachiern und Knorpelganoiden. Bei den Knochenfischen finden wir gleich hinter dem Magen eine wechselnde Anzahl von Blindsäcken, die als Pylorusanhänge (Appendices pyloricae) bekannt sind; sie können ganz fehlen (karpfen- und welsartige Fische), nur in geringer Zahl vorkommen (Lophius piscatorius L. 1, Flußbarsch 3) oder bis fast 200 vorhanden sein (Makrele 191). Ihre Funktion ist nicht genauer bekannt, doch scheint sie von der des Darmes wenig abzuweichen, da ihr Epithelbelag ganz dem der Darmschleimhaut gleicht. Gegen eine besonders hohe Wichtigkeit spricht die große Verschiedenheit in ihrem Vorkommen, das auch bei nahen Verwandten wechselnd sein kann; so kommen sie manchen Arten der Gattung Ophidium zu, anderen fehlen sie, und innerhalb der Familie der Salmoniden schwankt ihre Zahl von 5 (Stint) bis über 150 (manche Felchen). — Die höheren Wirbeltiere besitzen Blinddärme weiter hinten am Darm, am Übergang des Dünndarms in den Dickdarm. Bei Amphibien vermissen wir sie, bei manchen Reptilien treten sie auf und sind bei Vögeln und Säugern fast regelmäßig vorhanden. Reptilien und Säuger haben stets nur einen Blinddarm, bei den Vögeln ist er paarig, und nur bei einigen (z. B. dem Bläßhuhn Fulica) kommt noch ein unpaarer Blinddarm an anderer Stelle dazu. Besonders gut sind die Blinddärme bei den pflanzenfressenden Vögeln ausgebildet, unter den fleischfressenden haben nur die Eulen lange Blinddärme. Ähnlich ist der Blinddarm bei den fleischfressenden Säugern sehr klein; den karnivoren Beutlern fehlt er, bei den frucht- und pflanzenfressenden ist er lang. Bei den herbivoren Nagern und Huftieren zeichnet er sich durch starke Entwicklung aus, beim Pferde z. B. mißt er über 60 cm in der Länge und hat mehr als die doppelte Kapazität des Magens. Bei den Primaten ist er kurz, und sein Ende ist zu einem dünnen Anhang des eigentlichen Blinddarms, dem sogenannten Wurmfortsatz, zurückgebildet, der ein funktionsloses Organ darstellt.

Bei fleischfressenden Wirbeltieren wird ein geringerer Darmraum und eine geringere Schleimhautfläche notwendig sein als bei Pflanzenfressern. Nun ist uns über diese Größen noch wenig bekannt; bisher hat man oft die Länge des Darmrohrs als Maß seiner Leistungen angenommen und die relativen Längen des Darmes im Vergleich zur Körperlänge bei verschiedenen Tieren verglichen; die Länge des menschlichen Darmes z. B., der 9,5mal so lang ist als der Rumpf vom Scheitel bis zum Darmbein, wird also dabei mit 9,5 in Ansatz gebracht. Aber weder Darmraum noch Schleimhautfläche müssen bei gleicher absoluter Länge des Darmes ebenfalls gleich sein; jene Größen wechseln mit dem Durchmesser und mit der Gestaltung der Innenfläche. So erklärt es sich vielleicht, daß bei drei sich in ganz ähnlicher Weise ernährenden Säugern aus der Ordnung der Insektenfresser, dem Igel, dem Maulwurf und dem Bisamrüssler (Myogale) die relativen Darmlängen sehr verschieden sind, nämlich der Reihe nach 7, 10—11 und 13; denn im Darmkanal des Bisamrüssels fehlt die Flächenvergrößerung durch Zotten ganz, und beim Maulwurf sind die Zotten äußerst klein, beim Igel dagegen normal ausgebildet; der Unterschied in der Schleimhautfläche ist daher wahrscheinlich nur gering bei diesen drei Tieren. Aber auch die Berechnung der gebrauchten Vergleichszahlen ist nicht rationell; bei einem langgestreckten Tiere wie einer Schlange oder Blindschleiche wird im allgemeinen die relative Darmlänge viel kleiner sein als bei einem kurzen, gedrungen gebauten, etwa der Schildkröte; die Körperlänge steht bei ihnen nicht im gleichen Ver-

hältnis zur Körpermasse. Es ist erklärlich, daß bei jenen der Darm wenig gewunden und nicht viel über körperlang ist, während er bei einer Schildkröte mehrere Schlingen bildet und die fünf- bis neunfache Körperlänge erreicht. Dazu kommt noch eines. Wenn man bei zwei Tieren von gleicher Ernährungsart auf die Masseneinheit des Körpers eine gleichgroße Fläche der Darmschleimhaut erwarten darf, etwa auf 1 kg Körpermasse 200 cm^2, so wird bei dem kleineren Tiere, bei geometrischer Ähnlichkeit des Baues, der Darm kürzer sein müssen als beim größeren; denn mit dem Wachsen der Längeneinheit nehmen die Oberflächen weniger schnell zu als die Massen, jene im Quadrat, diese im Kubus (vgl. oben S. 46). In der Tat haben auch die kleinsten Säuger den relativ kürzesten Darm, nämlich die Fledermäuse (Vespertilio murinus Schreb. mit 1,9 relativer Darmlänge) und die Spitzmäuse.

Wollte man daher die Wirbeltiere einfach nach der relativen Länge ihres Darmkanals anordnen, so würde man in bunter Mischung fleisch- und pflanzenfressende Formen nebeineinander bekommen. Immerhin wird mancher Fehler ausgeschaltet, wenn man Tiere von nicht zu bedeutendem Größenunterschied vergleicht, besonders wenn sie einander verwandtschaftlich nicht zu fern stehen. Es zeigt sich dann im allgemeinen, daß der Darm der Pflanzenfresser in der Tat länger ist als der der Fleischfresser. Bei den Zahnkarpfen (Cyprinodonten) z. B. haben die fleischfressenden Gattungen (Cyprinodon, Fundulus) einen kurzen Verdauungskanal, bei den pflanzenfressenden dagegen (Girardinus, Poecilia) bildet er zahlreiche Windungen. Die allesfressende Kaulquappe hat einen Darm, der die Länge des Körpers vielfach übertrifft und in spiraliger Aufrollung in der Leibeshöhle Platz findet (Abb. 232), bei dem fleischfressenden Frosch dagegen ist der Darm nur wenig länger als der Körper. So haben unter den Beutlern der Beuteldachs (Perameles nasuta Geoffr.) und eine Beutelratte (Didelphys philander L.), die sich von Fleischkost nähren, eine relative Darmlänge von 3,5 bzw. 3,3, während bei dem pflanzenfressenden Wombat (Phascolomys wombat Pér. Les.) und Flugbeutler (Petauroides volans Kerr.) diese Zahlen 8 bzw. 9,2 betragen. Unter den Vögeln ist die relative Darmlänge bei den Fleisch- und Fruchtfressern meist kleiner als 5, bei den Körner- und Pflanzenfressern dagegen meist größer als 8; aber es gibt zahlreiche Ausnahmen, die nicht ohne weiteres durch schwächere Ausbildung der Blinddärme erklärbar sind. Auch die bekannte Zusammenstellung der Darmlängen der Haustiere in abgerundeten Zahlen (Hund und Katze 5, Pferd 10, Schwein 15, Rind 20, Schaf 25) gibt uns kein befriedigendes Bild. Weshalb steht das allesfressende Schwein nach dem pflanzenfressenden Pferd, und woher der große Unterschied zwischen Pferd, Rind und Schaf? Hier sind neue Grundlagen für die Vergleichung nötig.



Abb. 232. Froschlarve (Kaulquappe) deren Darm durch Entfernen der Bauchwand freigelegt ist.

Daß sich der Einfluß der Nahrung in der Längenentwicklung des Darmkanals zeigen kann, geht viel unzweideutiger aus einigen anderen Zahlen hervor. So ist nach Daubenton der Darmkanal der Hauskatze, die im gezähmten Zustande kein ausschließlicher Fleischfresser ist, weiter und um ein Drittel länger als bei der Wildkatze, und beim Wolf beträgt nach Gurlt die relative Darmlänge 4, dagegen beim Hund, der fast zum Allesfresser geworden ist, 5—6. Neuerdings aber ist dieser Einfluß direkt durch Versuche bewiesen worden. Die Kaulquappen des Frosches und seiner Verwandten sind Allesfresser; sie nehmen im allgemeinen Schlammerde auf und verdauen die darin enthaltenen pflanzlichen

und tierischen Organismen. Babák und Yung fütterten, unabhängig voneinander, Kaulquappen gleicher Herkunft teils mit rein pflanzlicher, teils mit rein tierischer Nahrung. Einige Wochen vor der Metamorphose fand Babák die relative Darmlänge im Durchschnitt bei den Pflanzenfressern 7, bei den Fleischfressern 4,4 (Abb. 233); der kürzeste Darm eines Pflanzenfressers maß 5,7, der längste eines Fleischfressers 4,9 Körperlängen. Babák versuchte weiter, die bewirkenden Ursachen der Darmverlängerung zu erforschen. Dabei erwiesen sich mechanische Reize als unwirksam: eine Beimischung von Zellulosefasern oder Glaspulver zur Fleischnahrung bewirkte keinerlei Unterschiede; solche wurden jedoch durch Beimischung chemisch wirkender Mittel erzielt: Mischung der Fleischkost mit Pflanzeneiweiß oder mit Salzen, die aus pflanzlichen Stoffen extrahiert waren, hatten eine Verlängerung des Darmes zur Folge. Es sind also wohl chemische Reize, denen wir diese Veränderungen zuschreiben dürfen.

Dem Darmsaft, der von der Darmschleimhaut abgesondert wird, kommt, wie schon erwähnt, keine verdauende Kraft zu, mit Ausnahme einer ganz geringen diastatischen Wirkung. Er ist sehr reich an Schleimstoff oder Mucin, der das Gleiten der Nahrungsmittel erleichtert, die Epithelien schützend überzieht und sie durch seine Eigenschaft, nicht zu faulen, vor Schädigungen sichert. Außerdem enthält der Darmsaft reichlich kohlensaures Natron und dient so einerseits zur Neutralisierung und Alkalisierung des im Magen angesäuerten Speisebreis, andererseits zur Seifenbildung mit den aus dem Fett der Nahrung abgespaltenen Fettsäuren. Gebildet wird er durch die Becherzellen, die im Epithel der Schleimhaut und der zwischen den Falten oder Zotten mündenden sogenannten Lieberkühnschen Drüsen verstreut sind. Die Lieberkühnschen „Drüsen“ haben kein eigentümliches Sekret; bei den Amphibien sind statt ihrer nur solide Zellknospen vorhanden, die in das Schleimhautbindegewebe hineinragen. Ihre Aufgabe ist vielmehr, nach der jetzt verbreiteten Ansicht, eine andre: man findet in ihrem Epithel stets reichlich Zellteilungen, die sonst im Schleimhautepithel spärlich sind oder ganz fehlen; es geht also hier eine Zellwucherung vor sich, die den Ersatz für abgängige Epithelzellen, vor allem wohl für die ausgebrauchten Becherzellen schafft.

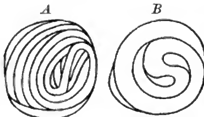


Abb. 233. Darmknäuel von Froschlarven, die mit Pflanzenkost (A) und mit Fleischkost (B) ernährt wurden. Nach Babák.

Die verdauenden Säfte des Darmes werden in der Hauptsache vom Pankreas, der sogenannten Bauchspeicheldrüse, geliefert. Dieses, die eigentliche Verdauungsdrüse, liegt am Beginn des Dünndarmes und mündet durch einen oder mehrere Ausführgänge in denselben ein. Es ist bei allen Wirbeltieren vorhanden, und wenn man es früher bei vielen Fischen vermißt hat, so kommt das daher, daß es sich dort nicht als kompakte, auffällige Drüse darbietet, wie bei den höheren Wirbeltieren, sondern aus weit im Mesenterium verbreiteten, an den Blutgefäßen entlang kriechenden Drüsenschläuchen besteht. Sein Sekret ist reich an kohlensaurem Natron und enthält eine Anzahl von Fermenten: ein Eiweiß verdauendes, das Trypsin, ein diastatisches und ein Fett lösendes. Bei manchen Fischen, sicher wenigstens beim Karpfen, kommt dazu ein Zellulose zersetzendes Ferment, eine Cytase, durch die die Zellulose nicht wie bei der Bakteriengärung im Wiederkäuermagen bis zu Kohlensäure und Sumpfgas gespalten, sondern wie bei der Weinbergschnecke in lösliche Zuckerarten übergeführt und damit für die Ernährung nutzbar gemacht wird.

Die Leber ist mit ihrem Sekret an der Verdauung weniger beteiligt. Ihre Hauptaufgaben sind ganz anderer Art: sie sorgt für die gleichbleibende Zusammensetzung des

Blutes, dient als Umwandlungsstätte und Speicher für gewisse Vorratsstoffe wie Glykogen, hält schädliche, vom Darm aufgenommene Substanzen zurück oder macht sie unschädlich und hat außerdem exkretorische Funktionen. Ihr Sekret, die Galle, ist im Verhältnis zu ihrer Größe gering; beim Menschen bildet die 1500—2000 g schwere Leber in 24 Stunden nur 400—800 g Galle, während die 24—30 g schwere Ohrspeicheldrüse 800—1000 g Speichel liefert. Das Lebersekret spielt bei der Darmverdauung in der Hauptsache keine selbständige Rolle, sondern unterstützt die Tätigkeit der Verdauungsfermente; es wirkt hemmend auf die Fermente des Magensaftes und begünstigt die des Bauchspeichels. Daher ergießt es sich an der gleichen Stelle in den Dünndarm wie dieser. Besonders das fettspaltende Ferment des Pankreassaftes wird durch die Galle verstärkt, in geringerem Grade die übrigen. Beim Hunde geht zwar die Fettresorption auch dann vor sich, wenn infolge von Unterbindung des Gallenganges keine Galle in den Darmkanal eintreten kann; aber sie ist viel geringer als beim Zusammenwirken von beiden Sekreten: es wird nur 40—50% des vorhandenen Fettes aufgesogen gegen 92—95% beim normalen Zustand. Die Galle sammelt sich bei den meisten Wirbeltieren in einem Reservoir, der Gallenblase, und wird von dort aus, dem Bedürfnis entsprechend, in den Darm entleert. Bei einer Anzahl von Vögeln und Säugern jedoch fehlt die Gallenblase, und das Lebersekret fließt in demselben Maße ab als es gebildet wird; bezeichnenderweise ist das nur der Fall bei Pflanzenfressern, (aber durchaus nicht bei allen!), bei denen die aufgenommenen Fettmengen so gering sind, daß die stetig gebildete Menge Galle zur Mithilfe bei ihrer Verseifung ausreicht. So fehlt die Gallenblase den meisten Tauben und Papageien, den Kolibris und den großen Laufvögeln (Straußen) und unter den Säugern den Unpaarhufern (Pferd usf.), dem Elefanten und dem Kamel, den Hirschen und vielen Nagetieren.

Die Tätigkeit der Verdauungsdrüsen ist durchaus nicht gleichbleibend, gleichsam mechanisch; sie harmoniert vielmehr in wunderbarer Weise mit den Bedürfnissen und ihr Sekret erscheint der Art und Menge der Nahrung angepaßt, wie besonders von Pawlow und seinen Schülern durch Versuche an Hunden bewiesen ist. Die Absonderung von Mundspeichel ist reichlich bei trocknen Speisen, z. B. Brot, gering bei saftigen wie Fleisch. Der Speichel ist dünnflüssig und wasserreich, wenn irgendwelche Stoffe wie Sand oder bittre Substanzen aus dem Munde zu entfernen sind; er ist mucinreich und zäh, wenn eßbare Substanzen zu einem schlüpfrigen Speiseballen geformt werden müssen. Die Verdauungskraft des Magensaftes ist verschieden je nach der Verdaulichkeit des zugeführten Eiweißes: gering bei Milch, größer bei Fleisch, am größten bei Brot; die Fermentmengen verhalten sich in diesen drei Fällen wie 11:16:44. Im Pankreassaft wechselt die relative Menge der verschiedenen Fermente nach der Beschaffenheit der Nahrung. Das Eiweißferment ist am reichlichsten bei Zufuhr von Milch, das Stärkeferment bei Aufnahme von Brot; Fettferment ist am meisten in dem bei Milchkost abgeschiedenen Saft vorhanden, am wenigsten bei Brotkost, während es bei Fleischkost die Mitte hält. Die feine Abstimmung des Sekrets entsprechend dem Bedürfnis geschieht nicht etwa durch unmittelbare Reizung der Schleimhaut, sondern durch Vermittlung der Drüsennerven, insbesondere des Nervus vagus, z. T. auch des sympathischen Nervensystems.

Die Resorption der durch diese Mittel gelösten Nahrung ist kein einfacher Diffusionsvorgang, wie er an toten tierischen Membranen beobachtet wird, die zwischen zwei verschiedenen Salzlösungen ausgespannt sind. Sonst wäre es unerklärbar, daß aus Kochsalzlösungen von ein bis zwei Prozent, deren osmotischer Druck niedriger ist als derjenige der Blutflüssigkeit, noch Kochsalz resorbirt wird. Für solche einfache osmotische Vorgänge würde

eine Auskleidung des Darmes mit breiten, flachen Epithelzellen, wie die Blutgefäße sie haben, völlig ausreichend sein. Die Resorption ist vielmehr eine Lebensfunktion der Darmzellen, die deshalb dichtgedrängt in großer Zahl, als hohes Zylinderepithel den Darm bekleiden; sie sind die Träger der Triebkraft, die die Stoffe anzieht und auswählt. Wenn man sie durch Gift schädigt, folgt die Resorption nur den Diffusionsgesetzen und es treten bedenkliche Störungen ein. Vielleicht ist es eine chemische Affinität des Darmepithels zu den im Protoplasma löslichen Stoffen, die solche Stoffe in die resorbirenden Zellen hineinzieht

Die Resorption geht in geringem Maße schon im Magen vor sich; am regsten ist sie im Dünndarm, aber auch im Dick- und Blinddarm findet sie statt, wenn auch weit weniger lebhaft. Die resorbirten Stoffe schlagen verschiedene Wege im Körper ein. Die als Zucker resorbirten Kohlenhydrate gelangen direkt in die Blutgefäße der Darmschleimhaut. Ebendahin kommen die Eiweißstoffe. Da sie aber in Gestalt von Spaltprodukten, von Peptonen, aufgesogen werden, im Blut des Darmes jedoch keine Peptone nachweisbar sind, so liegt die Annahme nahe, daß in den Darmzellen aus den Peptonen wieder Eiweißstoffe aufgebaut und diese an das Blut weiter gegeben werden. Das Fett dagegen, das wahrscheinlich in Form von Seifen, d. h. von Alkalisalzen der Fettsäuren aufgenommen und ebenfalls in den Darmepithelien regenerirt wird, gelangt in die Lymphwege des Darms, die sogenannten Chylusgefäße, die überall die Darmschleimhaut durchsetzen und bei Vögeln und Säugern blinde Ästchen in die Zotten schicken; bei der Aufnahme von Fett durch die Darmschleimhaut beobachtet man an dem Inhalt dieser Gefäße eine milchige Trübung durch zahlreiche kleine Fetttröpfchen. Da die Lymphgefäße an bestimmten Stellen in die Venen einmünden, gelangt auch das resorbierte Fett auf diesem Wege indirekt in den Blutkreislauf. Durch das Blut werden die Nährstoffe nach den Verbrauchs- und Speicherstellen befördert.

Die Fortbewegung der Speisemassen im Darmrohr vom Schlund bis zum Enddarm geschieht durch die Tätigkeit der Darmmuskulatur, die in einer äußeren Lage von Längsmuskeln und einer inneren Ringmuskellage besteht. Nur am Anfange des Schlundes können diese Muskeln quergestreift sein; in den übrigen Teilen des Darmrohres sind sie glatt. Sie stehen unter dem Einfluß eines besonderen Nervengeflechts, das seinerseits dem Nervus vagus untergeordnet ist. Die Bewegungen des Darms sind sogenannte peristaltische; ringförmige Einschnürungen laufen, gegen das Hinterende fortschreitend, über das Darmrohr hin und schieben dabei den Darminhalt vor sich her. Bei den Schlangen ist die Darmmuskulatur deutlich schwächer entwickelt als bei den anderen Reptilien; die Körpermuskulatur liegt bei der Schlankheit des Schlangenkörpers überall dem Darm so nahe, daß sie, besonders beim Verschlingen der Beute, die Peristaltik des Darmrohrs unterstützen kann.

Wenn der wässerig-breiige Darminhalt in den Dickdarm gelangt, sind die in ihm enthaltenen Nährstoffe zum größten Teil resorbiert. Durch die aufsaugende Tätigkeit der Dickdarmwandung verliert er jetzt viel von seiner Flüssigkeit, wird konsistenter und bildet den Kot, durch Absonderungen der Darmschleimhaut vermehrt. Die Wasserentziehung ist bei verschiedenen Tieren mehr oder weniger gründlich; die Exkremente des Schafes enthalten nur noch 56% Wasser, die des Pferdes 77%, die des Rindes 82%. Die Exkremente nehmen im Dickdarm bestimmte Formen an, die für die Tiere charakteristisch sind, so daß sie der Jäger bei den Säugern geradezu als „Losung" bezeichnen kann. Im Dickdarm des Pferdes sind durch zahlreiche Falten kleinere Taschen gebildet, wodurch

die Kotmassen zu einzelnen Ballen abgeteilt werden; jeder Ballen erhält von der anliegenden Schleimhaut einen Schleimüberzug; daher bleiben die Ballen auch im Enddarm gesondert, wo sie dicht beieinander lagern. Bei Schaf, Ziege, Reh, Hase u. a. wird das gleiche Ergebnis durch ringförmige Kontraktionen der Darmmuskulatur erreicht, die dem Dickdarm ein perlschnurartiges Aussehen geben, dadurch werden die einzelnen kleinen Kotballen voneinander getrennt. Die Exkremente der Rinder sind zu flüssig, um eine feste Form anzunehmen. Bei vielen Tieren mit einfachem Dickdarm formt sich der Kot zu walzenförmigen Massen, die bei der Entleerung durch Kontraktionen des Afterschließmuskels in einzelne Stücke zerschnitten werden. Daß die versteinerten Exkremente, die Koprolithen der Ichthyosaurier, durch ihre Form einen Rückschluß auf den Bau ihres Darmes gestatten, wurde oben (S. 345) erwähnt. Die Entleerung des Kotes geschieht durch kräftige peristaltische Bewegungen des Enddarmes, die meist noch durch die willkürliche Tätigkeit der Bauchpresse unterstützt werden.

Die Masse des Kotes wird direkt durch die Art der Nahrung bedingt; groß ist sie bei Pflanzenfressern, wo in der Nahrung viele unverdauliche Teile enthalten sind; Allesfresser halten die Mitte; bei den Fleischfressern dagegen ist sie gering, ja bei Schlangen werden die ganz verschluckten Beutetiere so völlig verdaut, daß kaum eine Spur davon durch den After abgeht; was hier entleert wird, ist vielmehr fast nur das Sekret der Nieren. Der den Exkrementen eigene Geruch hängt zum Teil mit der Beschaffenheit der Nahrung zusammen (z. B. flüchtige Fettsäuren), und mit der Art der Fäulnisprozesse, die im Dickdarm vor sich gehen, z. T. wird er von Absonderungen des Darms und der Afterdrüsen (Viverren, Marder u. a. Raubtiere) bedingt. Bei den Fleischfressern überwiegt meist ein fauliger Geruch des Kotes, der bei den Pflanzenfressern nicht in dem Maße hervortritt.

5. Speicherung und Stoffwanderungen; Nahrungsmenge.

Im Tierkörper finden Stoffwanderungen in großer Ausdehnung statt. Die von der Darmwandung aufgesogenen und in den Blutkreislauf beförderten Nährstoffe gelangen nicht direkt an die Verbrauchsstellen, sondern werden zum großen Teil, ja vielleicht ganz aufgespeichert, um später verbraucht zu werden. Es ist nicht sicher, ob normalerweise die eben aufgenommenen Stoffe sofort zur Verwendung kommen, solange noch Vorräte vorhanden sind; wahrscheinlich lebt das Tier überhaupt aus Vorrat und ergänzt die Vorräte ständig aus den Nährstoffen. Die Form, in der die Kohlenhydrate gespeichert werden, ist das Glykogen, die sogenannte tierische Stärke, eine schwer diffundierende kolloide Substanz; wenn sie angegriffen werden soll, muß sie zuvor durch Fermente in leicht lösliche Zucker, Maltose und Traubenzucker, gespalten und in dieser Form an die Verbrauchsstellen befördert werden. Andre Vorräte werden in Form von Fett aufgestapelt, und zwar an bestimmten Stellen des Körpers, wo das Fett in Gestalt von großen, oft gefärbten Tropfen in den Zellen liegt, die dadurch zu Fettzellen werden; die Fetttropfen sind gewöhnlich gelblich bis braun, bei vielen Krebsen orangerot, bei manchen Insekten rot, bei den Krokodilen grün. Fett und Glykogen vertreten einander, wie Fett und Stärke z. B. in den Pflanzensamen, die ihre Vorräte teils in dieser, teils in jener Form mitbekommen. Ja sie können ineinander übergehen: am ersten Tage der Verpuppung enthält die Puppe des Seidenschmetterlings (Bombyx mori L.) noch einmal soviel Glykogen als ihre Raupe beim Beginn des Einspinnens; da in dieser Zeit eine Nahrungsaufnahme nicht erfolgt, muß dies Glykogen aus Leibessubstanz gebildet sein; daß es sich auf Kosten

von Fett bildet, geht mit Wahrscheinlichkeit daraus hervor, daß der größte Vorrat an Glykogen im Puppenstadium mit dem geringsten Bestand an Fett zusammenfällt.

Schon bei Protozoën findet man beiderlei Speicherstoffe, gefärbte Fetttropfen z. B. bei der Foraminifere Discorbina, Glykogen bei Amoeben, Pantoffel- und Glockentierchen (Paramaecium, Vorticella) u. a. Über den Fettgehalt niederer vielzelliger Tiere ist wenig bekannt. Bei den Gliederfüßern ist allgemein ein mehr oder weniger mächtiger Fettkörper vorhanden; dies ist der Speicher, in dem die Larven, das eigentliche Freßstadium der Insekten, die Nährstoffe anhäufen, aus denen die Puppe und das oft gar keine Nahrung aufnehmende fertige Insekt ihre Ausgaben bestreiten, vor allem die Bildung der Geschlechtsprodukte, besonders der Eier. Bei den Mollusken wird das Fett besonders in der Umgebung der Mitteldarmsäcke, der sogenannten Leber, aufgehäuft. Die Verbreitung des Glykogens ist uns besser bekannt. Reich an Glykogen sind die Muscheln; die Herzmuschel (Cardium) z. B. enthält 14% ihrer Trockensubstanz, die Auster 9½% an Glykogen. Bei Schnecken wird es in der Umgebung der Mitteldarmsäcke aufgestapelt; nach 24stündiger Fütterung enthält diese zehnmal soviel Glykogen als ein gleichschweres Stück des übrigen Körpers; auch bei Tintenfischen ist Glykogen nachgewiesen. Unter den Würmern sind besonders die Eingeweidewürmer mit ihren überaus günstigen Ernährungsbedingungen reich an Glykogen; beim Spulwurm (Ascaris) kann es bis ein Drittel (20—34%), beim Bandwurm (Taenia) fast die Hälfte (15—47%) der Trockensubstanz ausmachen; auch beim Regenwurm und in der Marksubstanz der Muskeln beim Blutegel findet es sich. Große Mengen von Glykogen stapeln die Fliegenlarven in ihrem Fettkörper auf.

Bei den Wirbeltieren ist das Glykogen besonders in der Leber und in den Muskeln enthalten. Das Fett hat seinen Hauptstapelplatz in der Leber, deren Fettreichtum („Lebertran") bei Fischen z. B. ja allbekannt ist, und unter der Haut. Beim Frosch sitzt jederseits ein gelappter Fettkörper vor den Nieren. Bei Vögeln und Säugern bilden sich Läppchen der Fettkörper am Darm und entlang den Blutgefäßen des Mesenteriums, um reiche Kapillargebiete derart, daß beinahe jede Fettzelle an eine Blutkapillare stößt und jedes Läppchen sein eigenes Kapillarsystem hat. Überall ist bei ihnen Unterhautfett vorhanden, am reichlichsten bei Wasservögeln und Wassersäugern, wo es zugleich als Wärmeschutz dient; besondere Anhäufungen des Hautfetts sind die Höcker der Kamele und des Buckelochsen (Bos indicus L.), die bei guter Ernährung prall gefüllt, in Zeiten des Mangels aber schlaff und leer sind. Reiche Fettmassen enthält auch das Knochenmark.

Der Abbau dieser Vorräte geschieht ständig, wird aber nicht bemerkbar, wenn zugleich der Ersatz weiter geht. Sobald aber dieser aufhört, sobald das Tier hungert, werden die Vorräte gemindert. Beim Spulwurm schwindet das Glykogen, wenn das Wirtstier hungert oder wenn er selbst dem Hunger ausgesetzt wird, und zwar in diesem Fall, nach Weinlands Untersuchungen, um 0,73% täglich; bei dem Krebschen Leptodora hyalina Lillj. beobachtete Weismann fortwährende tägliche Schwankungen des Fettes im Fettkörper je nach dem augenblicklichen Ernährungszustand. Bei Fischen (Plötze, Barsch, Stichling) bemerkte Flemming den Beginn des Fettschwundes schon nach halbtägiger Gefangenschaft. Der Fettkörper der Frösche ist vor der Winterruhe prall gefüllt, im Frühjahr dagegen fast leer. Der Glykogengehalt des Froschkörpers ist am größten im September; im März sind noch zwei Drittel davon vorhanden; nach der Eiablage tritt der tiefste Stand ein, um dann allmählich wieder anzusteigen. Die Menge des Glykogens in den einzelnen Muskeln des gleichen Tieres ist verschieden, sie entspricht den Anforderungen, die an den betreffenden Muskel gestellt werden; durch angestrengte

Arbeit schwindet das Glykogen im Muskel, wird aber sofort wieder aus der Leber ersetzt, so daß dadurch zunächst das Leberglykogen vermindert wird.

Zu einer völligen Aufzehrung von Glykogen und Fett kommt es meist nicht. Beim Hungern wird das Glykogen zwar stark vermindert, kann aber nicht ganz zum Schwinden gebracht werden; es entsteht wahrscheinlich fortgesetzt neues Glykogen auf Kosten anderer Körperbestandteile. Der Abbau allen Fettes bedeutet für den Menschen eine schwere Gesundheitsschädigung. Nach Verbrauch der Vorräte werden beim Hunger die Organe des Körpers angegriffen, um die zur Erhaltung des Lebens nötigen Stoffe zu liefern, aber nicht alle gleichmäßig; vielmehr werden die lebenswichtigsten Organe, besonders das Nervensystem und bei den Wirbeltieren das Herz, am wenigsten beeinträchtigt. Hungernde Strudelwürmer (Trikladen) können bis auf ein Zehntel ihres Volums zusammenschrumpfen; am schnellsten tritt die Degeneration im Bereiche ihrer Geschlechtsorgane auf: zuerst werden die Dotterstöcke, dann der Begattungsapparat, schließlich Hoden und Ovarien angegriffen; die übrigen Organe bleiben möglichst lange erhalten, am längsten das Nervensystem. Beim Menschen unterliegen die verschiedenen Gewebe, auch die Knochen, der Einschmelzung in ungleichem Maße, am wenigsten die roten Blutkörperchen und das Nervensystem; letzteres beherrscht mit dem Blutkreislauf auch den Stofftransport und zwingt gewissermaßen die übrigen Organe, für seinen Unterhalt zu sorgen.

Gewaltige Stoffumsetzungen und -wanderungen spielen sich beim Lachs (Salmo salar L.) ab, wenn er zum Laichen vom Meere in die Flüsse aufsteigt; sie sind am Rheinlachs von Miescher sehr genau verfolgt. Der Lachs betritt das Flußgebiet des Rheines mit minimalem Eierstock oder Hoden; er bleibt je nach den Umständen 5, 10, 12, ja 15 Monate und nimmt während dieser ganzen Zeit keine Nahrung zu sich. Dabei leistet er die mächtige Arbeit, stromaufwärts bis in die schnellfließenden Zuflüsse, über Straßburg und Basel hinaus, zu schwimmen, während zugleich bei den Weibchen der Eierstock, der anfangs nur $1/_{300}$ der festen Körperbestandteile ausmacht, auf ein Drittel der Körpermasse anwächst. Die Stoffquelle für diese Ausgaben ist der große Seitenrumpfmuskel; die Fibrillen desselben lockern sich unter fettiger Degeneration und sein Gewicht nimmt mit dem Wachsen des Eierstocks ab, während das Gewicht der Flossenmuskeln und des Herzens gleich bleibt. Ähnlich stellt, nach Pflügers Untersuchungen, die Larve der Geburtshelferkröte (Alytes), wenn sie eine Länge von etwa 8,1 cm erlangt hat, die Nahrungsaufnahme ein, lebt fünf Wochen lang auf Kosten ihres 5 cm langen Ruderschwanzes und bildet während dieser Zeit ihre Gliedmaßen. Die Stoffwanderungen beim Lachs und das Aufzehren des Schwanzes in der Metamorphose der Froschlurche geschieht nicht auf die gleiche Weise; während beim Lachs der Blutstrom die aufgelösten Stoffe ihrer Verbrauchsstelle zuführt, sind es bei den Kaulquappen die beweglichen Blutkörperchen, die Leukozyten, die als Freßzellen oder Phagozyten die Bestandteile des Larvenschwanzes aufzehren und durch aktive Wanderung in den Körper hinein transportieren. Ähnlich wie bei der Umwandlung der Froschlarven gehen die Stoffwanderungen bei der Verpuppung der Insekten durch Hilfe von Phagozyten vor sich, wobei es auch zur Auflösung und Neubildung des größten Teils der Organe kommt.

Die Möglichkeit der Stoffspeicherung bildet für den Organismus eine Sicherung für Zeiten des Nahrungsmangels. Bei Pflanzenfressern ist ein Fressen auf Vorrat viel weniger leicht als bei Fleischfressern; denn ihre Nahrung muß wegen des geringeren Nährstoffgehalts in viel größeren Massen aufgenommen werden als bei diesen und beansprucht schon normalerweise einen so großen Raum, daß eine Steigerung nur in

geringem Maße möglich ist; aber andrerseits steht auch den Pflanzenfressern die Nahrung leichter zu Gebote, da sie am Boden festgebannt ist und ihnen nicht aktiv entgehen kann. Tiere mit nährstoffreicher Nahrung können leichter in Vorrat fressen: so z. B. die Blutsauger; der Blutegel, der das vier- bis fünffache seines Körpergewichts an Nahrung aufnehmen kann, reicht damit neun Monate, und von der Bettwanze berichtet schon der Pastor Goeze, daß sie nach reichlicher Nahrungsaufnahme sechs Jahre lang ohne Nahrung weiter leben kann. Riesenschlangen (Python reticulatus Gray) halten drei viertel Jahr ohne Futter aus; aber große Stücke können auch auf einmal Nahrungsmassen bis zu 50 kg hinunterwürgen. Ebenso können Raubtiere große Futtermengen aufnehmen; Altum berichtet von einer Füchsin, die, durch einen blinden Schuß erschreckt, 42 Mäuse von sich gab. Unter den Reptilien müssen nach Werner die pflanzenfressenden viel öfter Nahrung zu sich nehmen als die fleischfressenden: Uromastix acanthinurus Bell. fraß in der Gefangenschaft mindestens jeden zweiten Tag bis zur Sättigung und gab schon nach zwei- bis dreitägigem Hungern deutliche Zeichen von Schwäche und Unbehagen, während Varanus griseus Daud. an 285 Beobachtungstagen nur 41mal Futter nahm und selbst mehrwöchiges Hungern gut aushielt. Von den Fleischfressern sind die Insektenfresser wohl zu scheiden; ihre Nahrung enthält sehr reichlich unverdauliche Hartteile, die wahrscheinlich wieder als Reiz für den Darm wirken und diesen zu lebhafter Arbeit veranlassen; daher hält die Nahrung nicht lange vor. Ein Maulwurf kann nicht länger als zwölf Stunden ohne Nahrung bleiben und verzehrt täglich mindestens sein Eigengewicht an frischer Nahrung; kleine insektenfressende Vögel halten das Hungern kaum einen halben Tag aus, Fink und Fliegenschnäpper noch nicht einen Tag, eine fette Drossel etwa zwei Tage, dagegen große Raubvögel zwei bis drei Wochen. Überhaupt spielt bei den Warmblütern die Körpergröße eine große Rolle für das Nahrungsbedürfnis: das Kaninchen z. B. beansprucht unter sonst gleichen Verhältnissen doppelt so viel Nahrung als das Rind; kleine Tiere haben eine verhältnismäßig größere Körperoberfläche als große und oft einen geringeren Wärmeschutz, und verausgaben daher mehr Wärme als jene, die dann durch Stoffwechselwärme ersetzt werden muß. Daher werden ihre Vorräte schnell aufgebraucht.

Daß das gesamte Nahrungsbedürfnis bei den Pflanzenfressern viel größer ist als bei den Fleischfressern, ist leicht zu zeigen. Die Raupe des Kiefernspinners (Lasiocampa pini L.), die erwachsen 3—4 g wiegt, braucht vom Verlassen des Eies bis zur Verpuppung 900—1000 Kiefernadeln, das bedeutet eine Nahrungsmenge von 25—30 g; der Seidenwurm, die Raupe von Bombyx morix L. erreicht im Durchschnitt ein Gewicht von 2,68 g und verzehrt während ihres Lebens etwa 12,5 kg Maulbeerblätter, ein allerdings wasserreiches Futter, also das 4659fache ihres Gewichts. Dagegen erreicht die Schlupfwespe Rhyssa persuasoria L., die sich im Innern der Larve einer Holzwespe auf Kosten von deren Körpersäften entwickelt, ein Gewicht, das kaum kleiner als ein Fünftel des Wirtstieres sein dürfte; sie braucht also nur das Fünffache ihres Gewichts an Nahrung. Die Fischzüchter rechnen für den Karpfen auf 1 kg Gewichtszunahme eine Zugabe künstlicher Futtermittel von 2 kg bei Verwendung tierischer Mittel (wie Fischmehl u. dgl.), von 3—4 kg dagegen bei Verwendung pflanzlichen Futters (Lupinen, Mais). Die Gesamtfuttermenge wird bei den Kleintierfressern unter den Fischen auf das Fünffache des Zuwachsgewichts, bei Pflanzenfressern dagegen auf das Zwanzigfache veranschlagt (Walter). Ein Pferd bekommt täglich 13—15,25 kg Futter, ein Löwe dagegen dagegen erhält in unseren zoologischen Gärten 6—7 kg Fleisch mit Einschluß der Knochen täglich. Die

Insektenfresser stehen in der Größe ihres Nahrungsbedürfnisses wiederum den Pflanzenfressern näher. Kleine Vögel wie Goldhähnchen und Zaunkönig sollen täglich 30% ihres Körpergewichts an trocknen Nahrungsstoffen verzehren; bei größeren insektenfressenden Vögeln ist die Masse geringer, und zwar nimmt, nach Rörig, wenn das Körpergewicht in geometrischem Verhältnis steigt, die Menge der aufgenommenen Trockensubstanz in arithmetischem Verhältnis ab: ein Vogel von 4 g Körpergewicht würde 28%, ein solcher von 8 g 24%, ein solcher von 16 g 20% seines Gewichts an Nahrung brauchen.

B. Atmung.

1. Allgemeine Bemerkungen.

Unter die Nahrungsmittel der Tiere ist auch ein Gas zu rechnen, der Sauerstoff. Er ist so wichtig für den Lebensvorgang, daß man früher glaubte, es könne ohne Zufuhr dieser „Lebensluft" überhaupt kein Leben bestehen. Erst neuere Untersuchungen haben gezeigt, daß gar nicht wenige niederste Organismen den Sauerstoff gänzlich entbehren können; sie führen ein Leben ohne Sauerstoff, leben „anaërobiotisch". Solche „Anaërobien" kennen wir aus der Reihe der Bakterien und Pilze; die Cholerabazillen und die Hefepilze gehören daher. Sie gewinnen die zum Leben nötige Energie offenbar aus Spaltungsprozessen, die ohne Oxydationen ablaufen. Viele von ihnen können auch bei Gegenwart von Sauerstoff, unter Oxydationen, weiter leben; für manche aber, wie den Rauschbrandbazillus und den Bazillus des malignen Ödems, ist der Sauerstoff Gift, sie gehen an der Luft zugrunde. Auch für höher differenzierte Tiere ist dauerndes Leben ohne Sauerstoff nachgewiesen. Im Darminhalt der Säugetiere, wo sich bei genauester Untersuchung keine quantitativ bestimmbaren Mengen von Sauerstoff nachweisen lassen, leben eine Anzahl tierischer Parasiten, wie Bandwürmer und Spulwürmer. Versuche haben gezeigt, daß der Spulwurm außerhalb des Darms am längsten lebendig bleibt, wenn er in einer mit Kohlensäure gesättigten Kochsalzlösung gehalten wird. Die Lebensenergie gewinnt er durch Spaltung des Glykogens, das ihm ja bei den günstigen Ernährungsbedingungen in größten Mengen zur Verfügung steht; es wird zersetzt unter Bildung von Kohlensäure und niederen Fettsäuren, besonders Valeriansäure. Bei höheren Pflanzen und Tieren findet zwar eine dauernde Anaërobiose nicht statt; aber manche können doch nach Entziehung der Sauerstoffzufuhr noch eine Zeitlang weiter leben. Pflüger konnte Frösche unter einer Glasglocke, die mit Stickstoff gefüllt war und keinen Sauerstoff enthielt, viele Stunden am Leben erhalten, wobei sie eine ziemlich beträchtliche Menge Kohlensäure abgaben.

Die nachgewiesene Möglichkeit dauernden Lebens ohne Sauerstoff liefert den Beweis, daß der Sauerstoff nicht unbedingt und unmittelbar zur Erhaltung der Lebensverrichtungen erforderlich ist. Aber der Zutritt von Sauerstoff ermöglicht einen viel weitergehenden Zerfall der Nährstoffe, der schließlich, ebenso wie die Verbrennung organischer Substanzen, zu Kohlensäure und Wasser als Endprodukten führt; damit wird erst die völlige Ausnutzung der in den Nährstoffen gebundenen Energie möglich. Valeriansäure z. B., das Stoffwechselprodukt des Spulwurms, enthält noch latente Energie, die durch Zerfall unter Sauerstoffaufnahme entbunden werden kann; bei der Oxydation der Valeriansäure zu Kohlensäure und Wasser würde noch dreimal so viel Wärme entstehen, als bei

der Zersetzung des Glykogens in Kohlensäure und Valeriansäure frei wurde; es ist unökonomisch, einen solchen Stoff ungenutzt abzugeben. Aber solche Verschwendung, wie sie die Anaërobiose mit sich bringt, kann dort dauernd vorkommen, wo nahezu unbeschränkte Nährstoffmengen zur Verfügung stehen, wie bei Hefepilzen und bei Parasiten. In der Regel aber ist der Sauerstoff für die Tiere unentbehrlich, und zwar auch deshalb, weil die intermediären Spaltprodukte meist ein stärkeres Gift für den Organismus vorstellen als die Kohlensäure, das Endprodukt der Oxydation. Der Sauerstoff bildet eine wichtige Energiequelle und sein Fehlen hat meist ein schnelles Aufhören der Lebenstätigkeit zur Folge, ein um so schnelleres, je energischer die Lebensäußerungen des Tieres sind: ein warmblütiges Tier stirbt fast sofort bei Entziehung des Sauerstoffs; eine Amoebe stellt erst nach 24 Stunden ihre Bewegungen ein und stirbt dann bald; ein Vogelei, das man im Brutschrank in einer sauerstofffreien Wasserstoffatmosphäre hält, geht dabei nicht sofort zugrunde und entwickelt sich noch normal, wenn nach 24 Stunden Sauerstoff zugeführt wird.

Der Gasstoffwechsel der Lebewesen, speziell die Aufnahme von Sauerstoff und die Abgabe von Kohlensäure, wird als Atmung bezeichnet. Jede Zelle entzieht den Sauerstoff, den sie braucht, ihrer nächsten Umgebung; die Zellen an der Oberfläche des Körpers entnehmen ihn dem Wasser oder der atmosphärischen Luft, die tiefer gelegenen Zellen vielzelliger Tiere müssen ihn von den sie umspülenden Körpersäften oder von den Nachbarzellen erhalten; für sie müssen andre Zellen des Verbandes den Sauerstoff von außen aufnehmen. So kann man zwischen einer äußeren Atmung oder Atmung im engeren Sinne und einer inneren oder Gewebeatmung unterscheiden; ein Wesensunterschied zwischen beiden besteht jedoch nicht.

Ob der Sauerstoff aus dem Wasser oder aus der atmosphärischen Luft entnommen wird, ist für das Wesen der Atmung völlig gleichgültig. Immerhin gründen sich darauf so wichtige biologische Unterschiede, daß man mit Recht zwischen einer Wasseratmung und einer Luftatmung unterscheiden kann. Vor allem ist die Sauerstoffmenge in diesen beiden Medien sehr verschieden groß. Die Luft ist eine Mischung von etwa 21 Raumteilen Sauerstoff und 79 Raumteilen Stickstoff, wozu noch ein wenig Kohlensäure (0,03 Raumteile) und wechselnde Mengen Wasserdampf kommen; in einem Liter Luft sind demnach 210 cm^3 Sauerstoff enthalten. Im Wasser lösen sich die Bestandteile der Atmosphäre nicht sehr reichlich. Die Gesamtmasse des in einem Liter Wasser gelösten Sauerstoffs und Stickstoffs beträgt nur 20—25 cm^3; sie ist bei niedriger Temperatur am höchsten und nimmt bei zunehmender Erwärmung sehr schnell ab, ebenso bei abnehmendem Luftdruck. Die Verhältnisse gestalten sich jedoch für die Atmung dadurch etwas günstiger, daß der Sauerstoff sich im Wasser leichter und reichlicher löst als der Stickstoff: die durch Erwärmen aus dem Wasser ausgetriebene Luft enthält 34,9 Raumteile Sauerstoff und 65,1 Raumteile Stickstoff; es kommen also hier auf 100 Teile Stickstoff 54 Teile Sauerstoff, in der Luft jedoch nur 26. Immerhin ist die Menge des in Wasser gelösten Sauerstoffs recht gering; bei normalem Luftdruck und 0° enthält ein Liter mit Luft gesättigten Wassers 9,6 cm^3 Sauerstoff, bei + 5° C nur noch 8,6, bei + 10° 7,6, bei + 15° 6,8 und bei + 20° 6,2 cm^3. Bei den freien Gewässern stellen sich diese Mengen im allgemeinen geringer, da die Temperatur oft höher ist, der Luftdruck schwankt und durch die darin lebenden Tiere fortwährend Sauerstoff verzehrt wird. Der Luftgehalt lebhaft fließenden Bachwassers kommt diesen Zahlen am nächsten, da hier die Temperatur niedrig und die Oberfläche verhältnismäßig sehr groß ist und durch die

starke Bewegung immer neue Teile mit der Luft in Berührung kommen. Für andere Gewässer ergaben die Analysen folgende Zahlen: bei mittlerer Temperatur enthält

1 Liter	Flußwasser (Seine)	6—8 cm³	Sauerstoff,	13—17 cm³	Stickstoff
1 „	Teichwasser	7,9 cm³	„	15 cm³	„
1 „	Meerwasser	4,8—6,8 cm³	„	12,5—14,1 cm³	„

Der Sauerstoffgehalt kann aber unter dem Einfluß äußerer Einwirkungen noch tiefer sinken; die bei 25° C im Wasser lösliche Sauerstoffmenge ist z. B. nur etwa halb so groß als bei 0°. Auch mit dem abnehmenden Luftdruck vermindert sich die Menge des gelösten Sauerstoffs; daß in den hochgelegenen Seen der südamerikanischen Anden keine Fische vorkommen (Boussignault), glaubt man durch den geringen Sauerstoffgehalt des Wassers infolge des niedrigen Luftdrucks erklären zu können. Auch die Verunreinigung des Wassers durch tote organische Stoffe vermindert seinen Vorrat an Sauerstoff, da er zur Oxydation jener Substanzen aufgebraucht wird. Während z. B. das Themsewasser oberhalb Londons 7,4 cm³ Sauerstoff im Liter enthält, ist unterhalb dieser Stadt, deren Abwässer in den Fluß entleert werden, nur noch 0,25 cm³ darin enthalten. — Dagegen ist der Sauerstoffgehalt sehr hoch in Wässern, die reich an grünem Pflanzenwuchs sind; unter dem Einfluß des Lichts scheiden die Pflanzen oft mehr Sauerstoff aus, als das Wasser in Lösung enthalten kann, so daß er in Blasen an die Oberfläche steigt.

Wie die Luft, so enthält auch das Wasser eine gewisse Menge Kohlensäure. Diese ist allerdings zum größten Teil gebunden und als gelöstes kohlensaures oder doppeltkohlensaures Salz vorhanden. Das Wasser vermag freilich auch sehr viel freie Kohlensäure zu lösen, absorbiert jedoch aus der Luft nicht viel davon (0,3—0,5 cm³ auf ein Liter), da der Partialdruck der Kohlensäure in der Atmosphäre außerordentlich gering ist. Nur wenn es sich schon im Erdinnern reichlich mit Kohlensäure beladen hat, kommt es als „Säuerling" zutage; in solchen kohlensäurereichen Gewässern kann tierisches Leben nicht bestehen, ebenso wie es in kohlensäurereicher Luft zugrunde gehen müßte.

Die Aufnahme von Sauerstoff aus der Umgebung wird nun nicht durch eine besondere Tätigkeit der Zelle bedingt, sondern sie geht passiv vor sich, ebenso wie das Wasser Sauerstoff aus der Luft aufnimmt: sie ist ein Diffusionsvorgang, der auf einen Ausgleich der Sauerstoffspannung außerhalb mit derjenigen innerhalb des Zellkörpers abzielt und zum Stillstand kommt, sobald dieser Ausgleich erreicht ist. Wenn also viel Sauerstoff in der Zelle verbraucht wird, d. h. wenn der Stoffwechsel rege ist, dann wird die Sauerstoffspannung im Innern fortwährend vermindert gegenüber der äußeren: die Atmung ist lebhaft. Ist der Verbrauch aber gering, so wird auch der Zufluß von Sauerstoff unbedeutend sein. Das gleiche gilt für die Ausscheidung von Kohlensäure, die mit zunehmendem Stoffwechsel steigt. So ist die Atmung des unbebrüteten Hühnereies, das auf nahezu dem gleichen Zustande verharrt, nur sehr gering; sie steigt aber bedeutend, sobald mit beginnender Bebrütung der Keim im Ei sich zu entwickeln beginnt.

Sehr genau ist der enge Zusammenhang zwischen dem Sauerstoffverbrauch oder, was auf das gleiche hinausläuft, der Abgabe von Kohlensäure und der Lebhaftigkeit des Stoffwechsels für die verschiedenen Lebensstufen des Seidenspinners (Bombyx mori L.) bekannt. Die von dem Weibchen im Sommer abgelegten Eier entwickeln sich erst im nächsten Frühjahr; doch spielen sich in ihnen immerhin schon vorher stoffliche Veränderungen ab, deren äußeres Kennzeichen in einer Verfärbung der anfangs strohgelben Eier zu schiefergrauer Färbung besteht (Sommerperiode); die Raupe wächst dann heran unter wieder-

holten Häutungen, denen jedesmal ein Zustand der Trägheit vorangeht; am 30. Tage ihres Lebens etwa beginnt die Raupe sich in einen Kokon einzuspinnen, und nach weiteren acht Tagen verpuppt sie sich; nach 9—14 Tagen schlüpft dann der Schmetterling aus, der nur wenige Tage lebt, ohne Nahrung aufzunehmen, und nach der Paarung bzw. Eiablage stirbt. In der Kohlensäureabgabe kommt die Verschiedenheit der physiologischen Leistungen während der einzelnen Lebensabschnitte deutlich zum Ausdruck. Während der Sommerperiode der Eier ist die Gasabgabe sehr lebhaft; sie nimmt dann ab und erreicht während der Überwinterung, die in einem kühlen Raume stattfindet, ihren geringsten Betrag: 1 kg Eier produziert bei 0° nur 0,05 g Kohlensäure binnen 24 Stunden. Im Frühjahr steigert sich der Stoffwechsel erheblich, und kurz vor dem Ausschlüpfen der Raupen kann die abgegebene Gasmenge auf mehr als das 200fache jenes Minimums steigen. Die Raupen sind im Licht lebhafter als bei Nacht; dementsprechend beobachtet man Tag- und Nachtschwankungen der abgegebenen Kohlensäuremengen; auch während der Ruhezeiten, die den Häutungen vorangehen, ist die Gasproduktion vermindert. In der Kohlensäureabgabe bei der Puppe machen sich ebenfalls regelmäßige Schwankungen bemerkbar, von denen ein starkes Ansteigen der Gasmenge unmittelbar vor dem Ausschlüpfen am meisten auffällt. Der Falter liefert, entsprechend seiner abnehmenden Lebensfähigkeit, am ersten Tage 90 cm^3, am zweiten 76 cm^3, am dritten nur noch 59 cm^3 Kohlensäure.

Da die Lebhaftigkeit des Stoffwechsels mit steigender Innentemperatur in gewissen Grenzen zunimmt, so muß sich bei wechselwarmen Tieren, deren Temperatur von derjenigen der Umgebung abhängt, auch der Sauerstoffverbrauch mit wechselnder Außentemperatur steigern. Wenn diese von 2° auf 30° C steigt, wächst das Atembedürfnis beim Regenwurm auf das Vier- bis Sechsfache, bei der Weinbergschnecke und bei Fischen etwa auf das Zehnfache; bei einer Steigerung von 10° auf 24° vermehrt es sich bei Fischen auf das Dreifache. Ein Frosch, der bei einer Innentemperatur von etwa 1,5° in 24 Stunden etwa 0,15 cm^3 Kohlensäure auf ein Gramm seines Gewichts produziert, liefert bei 15° etwa 1 cm^3, bei 33° etwa 14,5 cm^3 Kohlensäure. Bei warmblütigen Tieren ist durch die konstante Körpertemperatur dieser Einfluß der Außentemperatur aufgehoben.

Da der Eintritt von Sauerstoff in den Körper so lange fortgeht, als die Sauerstoffspannung im Innern unter der durchlassenden Oberfläche geringer ist als in der äußeren Umgebung, so wird durch stetige Fortführung des Sauerstoffs bzw. des damit gesättigten Lösungsmittels und durch stetige Erneuerung sauerstoffarmer Flüssigkeit unter der aufnehmenden Oberfläche die Menge des aufgenommenen Sauerstoffs gesteigert. Dies wird bei vielen Tieren durch die Bewegung der Körperflüssigkeit, meist durch den Blutstrom bewirkt. Diese Wirkung wird noch gesteigert, wenn in der die Atemfläche innen bespülenden Flüssigkeit Substanzen enthalten sind, die den Sauerstoff sofort leicht chemisch binden, so daß der freie Sauerstoff stets sogleich verschwindet; solche Substanzen sind der rote Blutfarbstoff oder das Hämoglobin und verwandte Eiweißkörper, die im Blute vieler Tiere vorhanden sind.

Abgesehen von solchen inneren Ursachen haben auch äußere Umstände einen Einfluß auf die Intensität der Sauerstoffaufnahme. Unter sonst gleichen Verhältnissen bewirkt größerer Sauerstoffreichtum des umgebenden Mediums eine reichlichere Atmung; bei den Eiern des Seidenspinners z. B. läßt sich die Kohlensäureabgabe durch Einbringen in reinen Sauerstoff nicht unbedeutend steigern, in reinem Stickstoff ist sie äußerst gering. Damit mag es zusammenhängen, daß die Atmung der Landtiere, denen größere Sauer-

stoffmengen zur Verfügung stehen, im allgemeinen lebhafter ist als die der Wasserbewohner. Fische produzieren in sechs Stunden auf 100 g ihres Körpergewichts 0,17—0,25 g Kohlensäure, Insekten 0,44—1,76 g, Vögel und Säuger bis zu 5 g und mehr. Wenn daher mit der Entnahme von Sauerstoff die nächste Umgebung des atmenden Lebewesens an diesem Gase ärmer wird, so müßte die Atmung an Lebhaftigkeit mehr und mehr abnehmen. Wir finden daher überall Einrichtungen, deren Aufgabe es ist, diesem Übelstande abzuhelfen und für stetige Erneuerung der Atemluft bzw. des Atemwassers an den atmenden Oberflächen Sorge zu tragen.

Eine Atmung im engeren Sinne, d. h. eine Sauerstoffaufnahme aus der Luft oder dem Wasser, wird am lebenden Körper überall dort stattfinden, wo der Sauerstoff die Möglichkeit zu diffundieren vorfindet, d. h. wo nur eine dünne organische Membran das lebende Protoplasma von dem umgebenden Medium trennt. Bei vielen Wassertieren besitzt die ganze Körper- und Darmoberfläche oder doch der größte Teil derselben diese Eigenschaft. So ist bei den Protozoen die Zellmembran meist überall für diffundierende Gase durchlässig. Bei den Coelentraten steht nicht nur die weiche äußere Oberfläche überall mit dem Wasser in Berührung, auch der Darmraum (Gastrovaskularraum) ist von solchem angefüllt; ebenso durchzieht bei den Spongien ein steter Wasserstrom den Körper. Das Wimperkleid der Strudelwürmer sorgt auf ihrer ganzen Oberfläche für stetige Erneuerung des die Epidermis umspülenden Atemwassers, und auch die Darmoberfläche wird bei manchen, wenn auch in geringerem Maße an der Atmung beteiligt sein, da man ein zeitweiliges Einpumpen von Wasser in den Darm bei einigen Formen beobachtet hat. Auch die meisten Ringelwürmer sind weichhäutig und atmen durch ihre ganze Oberfläche, wie der Regenwurm, die Egel und viele andere. Eine solche gleichmäßige Verteilung der Sauerstoffaufnahme über die ganze Körperoberfläche läßt sich als diffuse Atmung bezeichnen.

Tiere mit weichhäutiger Oberfläche sind jedoch mechanischen Schädigungen aller Art ausgesetzt; sie sind auch den Angriffen ihrer Feinde in hohem Maße preisgegeben; sie sind vom Leben in trockner Luft völlig ausgeschlossen, weil dort der große Wasserverlust bei durchlässiger Haut zum Austrocknen und damit zum Tode führen müßte. Diese Gefahren sind bei vielen Tieren dadurch vermieden, daß ihre Oberfläche mit einem Hautpanzer oder einem Gehäuse geschützt oder durch aufgelagerte Absonderungen und hornige Umbildungen der obersten Hautschichten für Diffusionsströme undurchlässig gemacht ist. Solche Schutzeinrichtungen wie der Panzer der Stachelhäuter und Krebse, die Chitinkutikula der Tausendfüßer, Insekten und Spinnentiere oder die Hornhaut der landbewohnenden Wirbeltiere müssen natürlich den Gasaustausch durch die gesamte äußere Oberfläche verhindern oder doch sehr beeinträchtigen. In solchen Fällen kommt es zur Bildung besonderer Atmungsorgane, der Kiemen bei den wasseratmenden, der Lungen und Luftröhren bei den luftatmenden Tieren. Dies sind Stellen, wo eine durchdringbare (diffusible) weichhäutige Oberfläche mit dem sauerstoffhaltigen Medium (Wasser oder Luft) in Berührung tritt. Die Verhältnisse für eine reichliche Aufnahme von Sauerstoff liegen hier sehr günstig: die Oberfläche ist durch Faltungen und Einstülpungen möglichst vermehrt — man hat z. B. berechnet, daß die innere Oberfläche der Lungen des Menschen etwa 200 m^2 beträgt, also 125 mal so viel als seine gesamte äußere Oberfläche, — eine reichliche Blutversorgung dient zur schnellen Fortführung des aufgenommenen Sauerstoffs, so daß der Diffusionsstrom nicht durch den Ausgleich der Spannungen zum Stillstand kommt, und die Membranen, die das Blut vom umgebenden Medium trennen, sind sehr dünn,

so daß das Gas schnell hindurchdiffundieren kann. Solche Atmungsorgane sind aber wegen der Zartheit ihres Baues meist noch mehr der Gefahr mechanischer Verletzungen und der des Austrocknens ausgesetzt, als die weiche Haut der Tiere mit diffuser Atmung. Daher sind sie meist in versteckter Lage angebracht, im Innern des Körpers geborgen wie die Wirbeltierlungen und die Luftröhren der Landgliederfüßer, oder durch überragende Hautfalten, Panzer oder Skeletteile geschützt, wie die Kiemen der Weichtiere, höheren Krebse und Knochenfische; oder sie werden, wie die Kiemenschläuche bei manchen Würmern und Stachelhäutern, nur zeitweise ausgestülpt und können bei Gefahr eingezogen werden. Damit aber eine genügende Sauerstoffaufnahme stattfinden kann, ist noch mehr als bei der diffusen Atmung für eine fortgesetzte Zufuhr frischen Atemwassers bzw. frischer Luft gesorgt: es kommt zu besonderen Atembewegungen. Eine solche Atmung durch besondre Organe wird im Gegensatz zu der diffusen als lokalisierte Atmung bezeichnet.

Lokalisierte und diffuse Atmung schließen einander keineswegs aus, sondern können nebeneinander bestehen. Bei zahlreichen Tieren, z. B. beim Frosch und anderen Amphibien, sind beide vorhanden. Dem geringen Stoffwechsel während der Winterruhe genügt beim Frosch die Hautatmung; er liegt dann bewegunslos auf dem Grunde des Wassers und die Lungenatmung ruht vollkommen; auch bleibt ein Frosch mit abgebundener Lunge lange Zeit am Leben. Zur Zeit größter Lebhaftigkeit dagegen spielt die Lungenatmung die Hauptrolle; aber zu voller Leistungsfähigkeit müssen beide zusammenwirken.

Durch die äußere Atmung werden zunächst nur die an der Oberfläche gelegenen Gewebsteile mit Sauerstoff versorgt Aber auch die übrigen Gewebe bedürfen des Sauerstoffs, ihnen muß er sekundär zugeführt werden. Diese Zufuhr geschieht im einfachsten Falle ebenfalls durch Diffusion. So finden wir es bei den Coelenteraten und Plattwürmern, bei denen eine Zirkulation von Körper- oder Blutflüssigkeit noch nicht vorhanden ist; aber die Schichten lebhaft funktionierenden Gewebes sind hier nur dünn: die Coelenteraten enthalten zwischen den beiden an der Sauerstoffaufnahme beteiligten Epithelien, dem Ektoderm und Entoderm, eine Stützsubstanz, deren Stoffwechsel nur gering ist, und bei den Plattwürmern ist durch ihre Körpergestalt, der sie den Namen verdanken, dafür gesorgt, daß die Verbrauchsstellen des Sauerstoffs nirgends weit von den Aufnahmestellen entfernt sind. Aber auch bei manchen Luftatmern kann der Sauerstoff unmittelbar durch bloße Diffusion an die Verbrauchsstellen gelangen: bei den luftatmenden Arthropoden, den Tausendfüßern, Insekten und vielen Spinnentieren durchziehen luftführende Röhren, die sich nach außen öffnen, den ganzen Körper und dringen mit ihren feinsten Zweigen und Ästchen tief in die einzelnen Organe ein, ihnen die Luft zuleitend. Die übrigen Tiere jedoch besitzen meist eine Körperflüssigkeit, die sich in steter Bewegung von den Aufnahmestellen des Sauerstoffs zu den Verbrauchsstellen befindet und als Sauerstoffträger den Transport dieses Gases besorgt, wozu sie häufig durch besondere Aufnahmefähigkeit für dasselbe in hohem Maße geeignet ist. Bei der Betrachtung des Blutkreislaufs werden wir diese Verhältnisse genauer kennen lernen.

Atmungsorgane vermissen wir also bei Tieren mit ausschließlich diffuser Atmung. Wir lernten schon oben die hierher gehörigen Formen im allgemeinen kennen; es sind meist Wassertiere, doch reihen sich ihnen eine Anzahl Landbewohner an, die durch ihr nächtliches Leben und durch den Aufenthalt an feuchten Örtlichkeiten vor dem Austrocknen bewahrt sind. Meist sind es Tiere von geringer Beweglichkeit und dem entsprechend wenig lebhaftem Stoffwechsel; denn die Art ihrer Atmung gestattet keine besonders reichliche Sauerstoffversorgung, selbst wenn die Verhältnisse so günstig liegen, wie es oben

für die Coelenteraten und Plattwürmer geschildert wurde. Aus anderen Tierkreisen zählen nur kleine Formen hierher, wie manche Weichtiere (kleine Meeresnacktschnecken) und Gliederfüßer (kleine Milben) und einige wenige Wirbeltiere, die lungenlosen Salamander Spelerpes und Salamandrina. Bei kleinen Tieren ist ja die Oberfläche im Verhältnis zur Körpermasse, d. h. das Sauerstoff aufnehmende im Vergleich zum Sauerstoff verzehrenden Element beträchtlich mehr ausgedehnt als bei größeren, wie oben (S. 46) schon auseinandergesetzt wurde; daher liegen für kleine Tiere die Bedingungen für die diffuse Atmung weit günstiger als für große.

2. Bau der Atmungsorgane.

a) Die Wasseratmung bei den Wirbellosen.

Die besonderen Organe, die der lokalisierten Atmung dienen, sind nach verschiedenen Prinzipien gebaut. Bei den Wasseratmern sind die Atmungsoberflächen im allgemeinen nach außen entwickelt; sie bilden gefaltete oder baumförmig verästelte Anhänge, die frei im Wasser flottieren. Bei den Luftatmern würden solche Bildungen zu sehr dem Vertrocknen ausgesetzt sein. Hier findet die Oberflächenentfaltung nach innen statt; es bilden sich Einstülpungen der Körper- oder Darmoberfläche in Gestalt von Luftröhren oder Säcken, in deren Inneren der Gasaustausch stattfindet. Die Schicht wasserdampfreicher Luft, die sich den Atemepithelien auflagert, wird hier nicht so leicht beim Gaswechsel entfernt, und das Austrocknen wird dadurch verhindert. Ausnahmen kommen allerdings hie und da vor: so werden gewisse sackartige, baumförmig verästete Darmanhänge bei den Holothurien, die sogenannten Wasserlungen, wohl mit Recht als Atmungsorgane angesehen; es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß ihre ursprüngliche Verrichtung eine andre war, daß sie nämlich als Exkretionsorgane dienten und daß erst mit der periodischen Aufnahme und Entleerung von Wasser sich sekundär die Atmungsfunktion bei ihnen ausbildete. Andrerseits gibt es Krebse, die sich dem Landleben angepaßt haben und doch durch ihre nach außen entfalteten Kiemen atmen; diese sind jedoch nachträglich in einen Hohlraum verlegt, so daß sie inneren Oberflächenentfaltungen im ganzen ähnlich sind.

Die Kiemen der Wasseratmer sind ihrer Lage nach unendlich verschieden, oft sogar bei verwandten Tieren. Sie können vorn oder hinten oder über den ganzen Körper verteilt, auf dem Rücken, auf der Unterseite oder seitlich stehen; selbst im Vorder- oder Enddarm können sie angebracht sein. Es ist ja schließlich jeder weichhäutige Teil der Oberfläche zur Sauerstoffaufnahme geeignet, und so können Teile verschiedner Organsysteme zur Atemfunktion herangezogen werden.

Das beste Beispiel dafür bieten die Stachelhäuter: es gibt bei ihnen keine Atmungsorgane, die durch den ganzen Stamm hindurch homolog wären. Allerdings kommt zweifellos überall dem Wassergefäßsystem mit seinen weichhäutigen Ambulakralfüßchen und den Ambulakraltentakeln eine gewisse Fähigkeit der Sauerstoffaufnahme zu, und die Epidermis, die den Panzer außen überzieht, sorgt offenbar für den eigenen Sauerstoffbedarf. Weit verbreitet sind dünnwandige, mit Leibeshöhlenflüssigkeit gefüllte Schläuche, Aussackungen der Leibeswand, die ausgestülpt und eingezogen werden können, wie die sogenannten Papulae der Seesterne und die verästelten Kiemen am Mundfeld der Seeigel; in ihnen wird durch innere Flimmerung die Leibeshöhlenflüssigkeit in beständiger Bewegung erhalten, während Wimpern auf ihrer Oberfläche durch ihr Schlagen das Meerwasser fortwährend erneuern. Bei den Schlangensternen bildet auf der Unterseite

die Körperwand fünf am Grunde der Arme gelegene dünnhäutige Einstülpungen in die Leibeshöhle, die Bursae, in die durch Flimmerung ihrer Wand beständig ein Strom des umgebenden Wassers hineingeleitet wird. Von den sogenannten Wasserlungen, die den meisten Holothurien zukommen und in der Minute ein- bis dreimal entleert und wieder mit Wasser gefüllt werden, wurde oben schon gesprochen.

Die große Mehrzahl der Ringelwürmer besitzt eine diffuse Hautatmung; reichliche Blutgefäße, die sich dicht unter der Haut ausbreiten, wie bei unseren Tubificiden und Regenwürmern (Abb. 281), oder bei den Egeln (Abb. 234) gar zwischen die Zellen der Epidermis eindringen, führen den aufgenommenen Sauerstoff den Geweben zu. Manche der Süßwasserformen bewirken durch schwingende Bewegungen ihres Körpers eine stetige Erneuerung des Atemwassers: die Tubificiden sitzen mit ihren Vorderenden im Schlamm eingegraben (Abb. 266), das herausragende Hinterende schlägt fortwährend hin und her, so daß eine starke Kolonie dieser Tiere an ein wogendes Kornfeld erinnert; die Egel heften sich oft mit ihrem Endsaugnapf fest und setzen den Körper in wellenförmige Bewegungen. Bei vielen marinen Borstenwürmern und einigen des süßen Wassers ist die Atemoberfläche durch besondere Anhänge (Cirren) vermehrt, die bei ersteren meist an den Parapodien sitzen, ohne daß in ihnen eine besonders energische Sauerstoffaufnahme stattfände. Bei einer verhältnismäßig geringen Zahl begegnen wir echten Kiemen, die sich morphologisch durch reiche Verästelung und Blutversorgung, sowie durch Flimmerepithel zur Erneuerung des Atemwassers auszeichnen: so ist es bei den Euniciden und Arenicoliden (Taf. 9) unter den Raubanneliden und bei den Terebelliden (Taf. 9) unter den festsitzenden Anneliden. Bei vielen anderen, z. B. den Cirratuliden und Serpuliden (Taf. 9), wird den früher als Kiemen bezeichneten Organen eine besonders ausgebildete Atemfunktion neuerdings abgesprochen: sie dienen der Atmung nicht mehr als andre Teile der Oberfläche; der Trichter, den die bilden, dient vielmehr dem ausgiebigen Zustrudeln von Nahrung zum Munde. Auch unter den Egeln besitzen einige Meeresformen (Branchellion, Pseudobranchellion) büschelig verästelte, blutgefäßreiche Kiemen zu beiden Seiten an einer Anzahl von Körperringeln; vielleicht sind auch die seitlichen Bläschen am Hinterabschnitt unsres Fischegels (Piscicola), die sich beim Eintritt von Blut vorstülpen, als Atmungsorgane anzusehen. In eigenartiger Weise ist die der Atmung dienende Fläche bei den Naïdeen des süßen Wassers vermehrt, indem Wasser in den Enddarm ein- und ausgestrudelt und so auch ein Teil der inneren Oberfläche für die Atmung nutzbar gemacht wird.

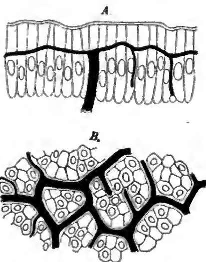


Abb. 234. Intraepitheliale Blutgefäße in der Haut des Blutegels (Hirudo medicinalis L.), A auf dem Querschnitt durch die Epidermis, B von der Fläche.

Die Krebse besitzen fast durchweg besondere Atmungsorgane; daneben findet natürlich an allen dünnhäutigen Stellen der Körperbedeckung ebenfalls ein Gasaustausch statt, vor allem an der Innenfläche der vom Kopfe ausgehenden Hautfalte, die bei den verschiedenen Formen als Mantel, Rückenschild, zweiklappige Schale oder Kopfbrustschild vorhanden ist. Bei den Copepoden, die der Kiemen entbehren, scheint das durch seine helle Färbung ausgezeichnete erste freie Thoraxsegment den Gasaustausch zu vermitteln; dafür spricht die Beobachtung, daß die Leibesflüssigkeit sich hauptsächlich in diesem Segment



Meeres-Ringelwürmer. *1* Sandwurm (Arenicola grubei Clap.). *2* Lanice conchilega Pall. *3* Branchiomma vesiculosum Clap. mit Augen an den Enden der „Kiemen“. *4* Spirographis spallanzanii Viv. *5* Protula protula Cuv. Dazu *6* Seepferdchen (Hippocampus guttulatus Cuv.), links Männchen mit Bruttasche am Bauch, rechts Weibchen.

angehäuft findet, und zwar in unmittelbarer Nähe der Körperoberfläche. Setzt man die Krebschen in ganz dünne Methylenblaulösung, so bleibt der übrige Körper farblos, nur dieses eine Segment nimmt tiefblaue Färbung an, was auf reichliches Vorhandensein von Sauerstoff deutet.

Als Kiemen dienen bei weitaus den meisten Krebsen die Gliedmaßen oder Anhänge derselben; sie sind dazu besonders geeignet, weil durch ihre Bewegung ein fortwährender Strom sauerstoffreichen Wassers an ihnen vorbeigeführt wird. Bei den Blattfüßern (Phyllopoden) sind die gesamten Füße plattgedrückt und tragen dünnhäutige Kiemensäckchen. Bei den Wasser-Asseln dienen die zarten abgeflachten Endäste der Abdominalfüße als Kiemen; auch wenn das Tier sich nicht bewegt, schlagen diese fortwährend zur Erneuerung des Atemwassers. Bei den Heuschreckenkrebsen (Stomatopoden) tragen die Schwimmfüße des Hinterleibs an ihren Außenästen verästelte Kiemenanhänge. Bei den Flohkrebsen, vielen Spaltflußkrebsen und den zehnfüßigen Krebsen sind die Kiemen dagegen Anhänge der Brustfüße, und zwar sind sie bei den Flohkrebsen platt oder schlauchförmig, bei den übrigen vielfach verästelt.

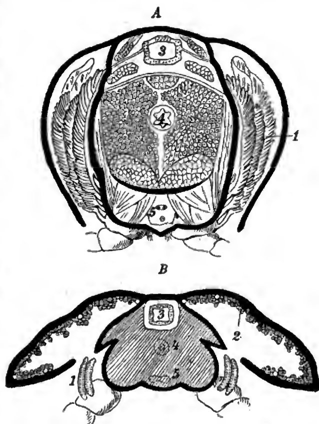


Abb. 235. Querschnitt durch die Kopfbrust *A* des Flußkrebses (*Potamobius astacus* L.) und *B* des Palmendiebs (*Birgus latro* Hbst.).
1 Kiemen, 2 Hautfalten an der Wand des Kiemenraums, 3 Herz, 4 Darm, 5 Bauchmark.
A nach Hatschek u. Cori, *B* nach Semper.

Als Beispiel sollen die Atmungsverhältnisse beim Flußkrebs näher geschildert werden. Die Kiemen stehen hier, teils als gefiederte Stämme, teils als Fadenbüschel an den Basalgliedern des 2. und 3. Kieferfußes und der vier vorderen Gehfüße, und dazu kommen noch 11 Kiemenbüschel, die zu je zwei an der Gelenkhaut des 3. Kieferfußes und der vier vorderen Gehfüße und einzeln ebenda am 2. Kieferfuß stehen; schließlich steht noch eine Kieme über der Einlenkung des 5. Gehfußes am Körperstamm; so sind jederseits 18 Kiemen vorhanden. Das ganze Kiemengebiet ist von den Seitenteilen des Kopfbrustschildes überdacht, so daß die Kiemen geschützt in einer Höhle liegen, die hinten und unten sich durch einen spaltförmigen Schlitz öffnet (Abb. 235 A.). Diese abgeschlossene Lage macht eine Einrichtung zur Wassererneuerung dringend notwendig: an der Basis der zweiten Maxille steht eine schaufelförmige Platte, die in steter Bewegung ist und das Wasser nach vorn auswirft; sie kann drei bis vier Schwingungen in der Sekunde machen und ihre Schlagfrequenz paßt sich dem Atembedürfnis an. Wie wichtig diese Einrichtung ist, geht daraus hervor, daß der Krebs erstickt, d. h. an Sauerstoffmangel stirbt, wenn die Muskeln der zweiten Maxille durchgeschnitten und so die Bewegungen der Platte lahmgelegt werden. Wenn das Tier sich fortbewegt, kommen die sechs an den Beinen angebrachten Kiemen in stärkere Bewegung und rühren zugleich die anderen Kiemen auf, so daß entsprechend dem größeren Bedürfnis bei gesteigerter Lebhaftigkeit eine gesteigerte Sauerstoffversorgung eintritt.

Die Kiemenhöhle der kurzschwänzigen Krebse, der Krabben, ist noch vollkommener abgeschlossen als die des Flußkrebses und der übrigen Langschwänze: es legt sich nämlich der freie Rand des Kopfbrustschildes so eng an die Bauchseite des Körpers an, daß nur am vorderen Ende des Kiemenraums eine Öffnung bleibt, die den Wasserwechsel erlaubt. Die ungemein geschützte Lage der Kiemen ist es, die es gerade vielen Krabbenarten ermöglicht, sich zur Ebbezeit auf dem von Wasser entblößten Strande herumzutreiben, ohne durch Austrocknen der Kiemen gefährdet zu werden. Diese Einrichtung der Kiemenhöhle bildet die Grundlage für weitergehende Umbildungen. Es gibt eine Anzahl von Krabbengattungen (Gecarcinus, Grapsus, Ocypoda, Gelasimus) — und ihnen schließt sich der



Abb. 236. Palmendieb (Birgus latro Hbst.) aus Ostindien.

Palmendieb (Birgus latro Hbst. Abb. 236) aus der Verwandtschaft der Einsiedlerkrebse an — die sich ständig teils an feuchten, teils aber auch an trocknen Stellen außerhalb des Wassers aufhalten und selbst in glühender Sonnenhitze auf trocknem Sande herumlaufen; das Wasser suchen sie z. T. nur noch zur Ablage ihrer Eier auf. Manche von ihnen haben Einrichtungen, das im Kiemenraume zurückgehaltene Wasser wieder mit Sauerstoff zu sättigen. Meist aber ist die Kiemenhöhle durch starke Auftreibung vergrößert und an ihrer Decke mit blutgefäßreichen Wucherungen bedeckt, an denen beim Luftaufenthalt der Gasaustausch mit der aufgenommenen Luft stattfindet (Abb. 235 B). Die Kiemen sind daneben meist in funktionsfähigem Zustande erhalten; in manchen Fällen aber (Ocypoda) geht die Anpassung an die Luftatmung so weit, daß die Tiere im Wasser ersticken. Im einzelnen sind die Einrichtungen für die Luftatmung, da

sie sich bei den verschiedenen Gattungen selbständig ausgebildet haben, mannigfach verschieden.

Bei keinem langschwänzigen Krebs treffen wir eine so weitgehende Anpassung an die Luftatmung; offenbar bietet die Einrichtung des Kiemenraums keine günstige Grundlage für entsprechende Umbildungen. Nur die Potamiiden und Parastaciden führen eine Art amphibischen Lebens; sie halten sich in selbstgegrabenen Löchern auf, die zwar auf dem Trocknen münden, deren Boden aber regelmäßig mit Wasser erfüllt ist, so daß sich die Krebse jederzeit dorthin zurückziehen können.

Dagegen haben sich eine Anzahl Asseln dem Leben auf dem Lande und damit der Luftatmung angepaßt. Soweit sie dafür ganz auf ihre Kiemen, d. h. auf die von den Außenästen zum Schutz überdeckten Innenäste der Hinterleibsfüße angewiesen sind, wie Ligidium, können sie nur in sehr feuchter Luft leben. Bei vielen Landasseln aber, vor allem bei Porcellio und Armadillidium, kommen dazu noch besondere Einrichtungen für die Luftatmung. An den Außenästen des 1. und 2. Hinterleibsfußpaares fällt die äußere Hälfte durch ihre weiße Färbung auf; dieser „weiße Körper" ist im Innern durchzogen von einem System baumförmig verästelter dünnwandiger Röhrchen, das durch Einstülpung der äußeren Haut entstanden ist und frei nach außen mündet (Abb. 237). Die Röhrchen sind mit Luft erfüllt; sie ragen in den inneren Blutraum hinein, und so kann ein Gaswechsel stattfinden; das Blut nimmt Sauerstoff aus dieser Luft auf und gibt Kohlensäure in die Röhrchen ab. Sehr lebhaft ist diese Atmung nicht, denn es fehlt an Vorrichtungen zu schnellem Wechsel der Atemluft. Durch die Entwicklung der Atemflächen nach innen ist die Gefahr des Austrocknens sehr vermindert, und die Asseln vermögen so in mäßig feuchter Luft ziemlich lange zu leben.



Abb. 237. Querschnitt durch den Außenast des 1. Abdominalbeins der Kellerassel (Porcellio scaber Latr.).
1 weißer Körper, *2* Atemöffnung, *3* Luftraum, von dem die verästelten Röhrchen abgehen. Die Bluträume sind punktiert; in ihnen Blutkörperchen. Nach Stoller.

Während bei den bisher betrachteten Formen die Atmung bald an dieser, bald an jener Stelle lokalisiert ist und ihre Atmungsorgane verschiedenen Ursprungs sind, begegnet uns in der vielgestaltigen Reihe der Weichtiere eine diesem Tierkreis eigentümliche, von den gemeinsamen Vorfahren ererbte Kiemenform, das Ktenidium (Abb. 63, *1* S. 98). Die Ktenidien sind zweizeilig gefiederte, bewimperte Auswüchse der Leibeswand, die zu beiden Seiten des Afters in die Leibeshöhle hineinragen; ihre Oberfläche ist in Falten gelegt, die oft ihrerseits wieder Falten zweiter und dritter Ordnung tragen, oder zwischen denen es, wie bei vielen Muscheln, zu Durchbrechungen der Ktenidienwand kommt, so daß eine sehr ausgiebige Vergrößerung der Atmungsfläche erreicht wird. Aus den Sinussen des Körpers erhalten sie einen Strom kohlensäurehaltigen Blutes und entsenden dieses, gereinigt und mit Sauerstoff beladen, zum Herzen. Sie sind ursprünglich paarig vorhanden, vielleicht sogar in mehreren Paaren, wie sie jetzt noch bei den Käferschnecken (Chitonen) und bei Nautilus vorkommen. Die paarigen Ktenidien sind durchweg erhalten geblieben bei den Chitonen, den Tintenfischen (Abb. 238) und den Muscheln. In der Reihe der Schnecken finden sich paarige Ktenidien nur noch bei den Zygobranchiern, zu

zu denen z. B. Haliotis, das Midasohr, gehört; nur eine Kieme, die aber noch die typische zweizeilige Fiederung besitzt, haben die Diotocardier (z. B. Trochus, Patella); einzeilig gefiedert ist das Ktenidium der Monotocardier (z. B. im Süßwasser Vivipara und Valvata, bei der die Kieme aus der Atemhöhle heraustritt, vgl. Abb. 266, *2*; im Meere Fusus, Conus und viele andere). Auch manche Meeresnacktschnecken, die Tectibranchier, haben nur ein Ktenidium.

Im allgemeinen wird der Wechsel des Atemwassers durch das Schlagen der Flimmern besorgt, mit denen die Epithelzellen des Ktenidiums ausgerüstet sind. Als Beispiel mögen die Muscheln, speziell unsere Süßwassermuscheln (Anodonta und Unio) dienen. Bei ihnen strömt das Wasser durch die Mantelöffnungen infolge des kräftigen Schlagens der Kiemenwimpern in die sogenannte infrabranchiale Kammer (Abb. 190, *1*), wird durch das von Cirren verengte Faden- oder Gitterwerk der Kiemenblätter geradezu filtriert (vgl. oben S. 297) und gelangt in den interlamellären Raum und von dort in die suprabranchiale Kammer, die mit der Ausfuhröffnung kommuniziert. Eine Wasserzirkulation findet vielfach auch bei der mit geschlossenen Schalen daliegenden Muschel statt, wenigstens bei den großen Süßwassermuscheln (Najaden); das Wasser gelangt dann aus dem suprabranchialen Raum nicht zur Ausfuhröffnung, sondern durch Spalten an den Rändern der aufsteigenden Kiemenlamellen wieder in den infrabranchialen Raum zurück. So können Najaden, trocken verpackt, weite Transporte aushalten, ohne einzugehen. — Eine kräftiger wirkende Einrichtung zum Wasserwechsel besitzen, entsprechend ihrer größeren Lebhaftigkeit, die Tintenfische: durch Erweiterung der Mantelhöhle wird am ganzen Umfang des Mantelrandes ein Einströmen von Wasser bewirkt; dann legt sich der Mantelrand dem Körper fest an, so daß die Mantelhöhle nur noch durch das median gelegene Trichterrohr (Abb. 238, *7*) nach außen geöffnet ist, und eine starke Zusammenziehung des Mantels treibt das Wasser durch den Trichter in einem Strahl heraus, der nach dem Belieben des Tieres so stark sein kann, daß der Rückstoß den schwimmenden Tintenfisch energisch in entgegengesetzter Richtung forttreibt (vgl. oben S. 187).

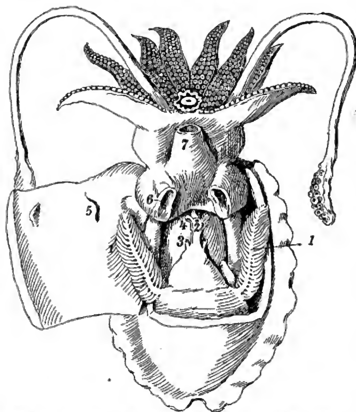


Abb. 238. Tintenfisch (Sopia) mit geöffneter Mantelhöhle. *1* Kieme (Ktenidinm), *2* After, *3* Nierenmündung, *4* Mündung des Tintenbeutels, *5* „Knopf", der bei geschlossenem Mantel in die „Grube" *6* paßt, *7* Trichter. Nach Pfurtscheller, verändert.

In manchen Fällen sind die Ktenidien ganz geschwunden: einige Vorderkiemer und manche Hinterkiemer unter den Schnecken und alle Scaphopoden (die sogenannten Zahnröhren, Dentalium) sind ausschließlich Hautatmer und besitzen gar keine lokalisierte Atmung. Bei den Hinterkiemern (Nudibranchiern) ist häufig durch Vergrößerung der Körperoberfläche mittels hornartiger Fortsätze, der sogenannten Cerata ein Ersatz für den Ausfall

besonderer Atmungsorgane geschaffen; bei anderen, den Doribiden, sind neue, reich mit Blut versorgte Kiemen in der Umgebung des Afters aufgetreten, die sogenannten Analkiemen, die zwar funktionell den Ktenidien ähnlich sind, aber nicht etwa als Umbildungen derselben angesehen werden dürfen.

Wie unter den Krebsen die Landasseln und eine Anzahl Krabben, so haben sich unter den Weichtieren manche Schnecken ganz oder teilweise dem Landleben angepaßt. Der Gasaustausch geschieht bei ihnen am Dach der Atemhöhle, wo ein reich verästeltes Blutgefäßnetz dicht unter der Epidermis liegt und sie faltenartig vordrängt; man hat diese Bildung als Lunge bezeichnet. Die Mantelhöhle ist bis auf eine kleine Öffnung, das Atemloch, geschlossen, indem der Mantelrand mit dem Körper verwachsen ist (Abb. 239) — lauter Verhältnisse, die an die Umbildung der Atemhöhle bei den Landkrabben und Birgus erinnern. Die Erneuerung der Atemluft geschieht durch Verengerung und Erweiterung der Atemhöhle. Bei einem in der Gezeitenzone lebenden Vorderkiemer, Littorina, ist ein solches Gefäßnetz neben den Resten des Ktenidiums in der Mantelhöhle vorhanden, so daß das Tier nach Bedürfnis Luft oder Wasser veratmen kann. Dagegen haben die anderen landbewohnenden Vorderkiemer, die bei uns durch die Gattungen Cyclostoma, Acme und Pomatias vertreten sind, das Ktenidium ganz verloren. Ebenso ist es bei den Lungenschnecken (Pulmonaten), die durch ihren Bau, z. B. durch ihre Zwittrigkeit, durch den Mangel eines ständigen, auf der Rückenseite des Fußes angewachsenen Deckels und durch die Anordnung des Nervensystems, von den Vorderkiemern scharf geschieden sind. Von den Lungenschnecken haben sich eine Anzahl Arten, wie die Teich- und Tellerschnecke (Limnaea, Planorbis) wiederum dem Wasserleben angepaßt; sie müssen zur Atmung an die Oberfläche des Wassers kommen (Abb. 265). Aber bei ihnen kann unter Umständen die der Luftatmung angepaßte Atemhöhle wieder der Wasseratmung dienen: in der Tiefe des Bodensees und des Genfer Sees leben Limnaeen, die nie an die Oberfläche kommen, also ihr Sauerstoffbedürfnis offenbar aus dem Wasser decken, wie dies ja zunächst die jungen Limnaeen gleich nach dem Verlassen des Eies tun.

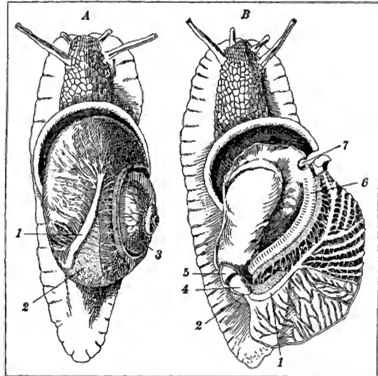


Abb. 239. Weinbergschnecke (Helix pomatia L.); das Gehäuse ist entfernt und in *B* die Atemhöhle geöffnet.
1 Sammelgefäß der Atemhöhle, das das Blut zum Herzen führt, 2 Niere, 3 Mitteldarmsack, 4 Vorkammer und 5 Herzkammer, 6 Enddarm, 7 Atemloch. Nach Hatschek u. Cori.

b) Kiemenatmung bei den Chordatieren.

Ein folgenreicher Schritt in der Entwicklung der Tierreihe war die Verbindung der Atmungsorgane mit dem Vorderdarm, wie sie bei den Chordatieren eingetreten ist. Die niederen Chordaten, die Manteltiere und Amphioxus, sind nach der Art ihrer Nahrungs-

aufnahme Strudler. Der stete Zustrom von Wasser, der hierbei zum Vorderdarm geleitet wurde, gab wohl die Veranlassung dazu, daß seine Wandungen unter besonders günstige Atmungsbedingungen kamen und hier die Atmung lokalisiert wurde, während die diffuse Hautatmung, bei den meisten Manteltieren wenigstens, durch die Entwicklung des dicken schützenden Zellulosemantels beeinträchtigt werden mußte; das zuströmende Wasser fand durch seitliche Spalten in der Vorderdarmwand einen Ausweg (Abb. 73, S. 107). Bei den Wirbeltieren ist die Art des Nahrungserwerbs eine andere geworden: sie greifen die Nahrung; aber die Stelle der Atmung ist zunächst bei den Wasseratmern unter ihnen dieselbe geblieben. Doch mußten mit dem Nachlassen der Wimperbewegung, die bei den Strudlern die Erneuerung des Atmungswassers besorgte, aktive Atembewegungen eintreten.

Unter den Manteltieren haben die Appendicularien jederseits nur ein Kiemenloch, das den Vorderdarm mit der Außenwelt verbindet; ein starker Wimperapparat an der inneren Öffnung der Kiemenlöcher erzeugt den Wasserstrom, der durch den Mund ein- und hier austritt. Da die gesamte Körperoberfläche, der hier kein Zellulosemantel zukommt, wie bei den übrigen Manteltieren, im Dienste der Atmung steht, so genügt bei diesen kleinen Tieren eine so einfache Einrichtung. Bei den Ascidien dagegen stehen jederseits in der Wand des Vorderdarmes mindestens drei Reihen von Kiemenspalten, und diese öffnen sich nicht direkt nach außen, sondern in einen ektodermalen Peribranchialraum, der mit dem After in den Kloakenraum und durch eine unpaare Öffnung nach außen mündet. In der Entwicklung durchlaufen allerdings die Ascidien einen Zustand, der dem bei den Appendicularien beschriebenen sehr ähnlich ist. In die paarigen, durch Einstülpung des Ektoderms entstandenen Peribranchialbläschen der Ascidienlarven mündet anfangs jederseits eine Kiemenspalte, der sehr bald die zweite folgt; daran schließt sich die Entstehung zweier Reihen von Kiemenspalten, während sich die beiden Peribranchialbläschen zu einem einheitlichen Raum und ihre gesonderten Mündungen zu einer gemeinsamen Ausfuhröffnung vereinigen. Durch zunehmende Mehrung der Durchbrechungen wird die zarte Wand des Kiemendarms zu einem Gitterwerk umgebildet, das bei manchen großen Formen, wie Phallusia mamillata Cuv. (Abb. 74), mehrere hunderttausend Spalten enthalten kann. Das durch seine versteckte Lage im Peribranchialraum geschützte zarte Gitter wird von dem Atemwasser durchströmt, und so werden die Gefäße in den dünnwandigen Balken fast allseitig von dem sauerstoffhaltigen Medium umspült. Die riesige Atemfläche, die so entsteht, bietet einen Ersatz für den Verlust der diffusen Atmung, die durch den dicken Zellulosemantel unmöglich gemacht wird. — Auch bei den verwandten Salpen ist die Wand des Vorderdarms von zahlreichen Kiemenspalten durchbrochen, die aber hier alle auf einer Seite derselben liegen und sich direkt in den benachbarten Kloakenraum öffnen.

Wie bei den Appendicularien münden auch beim Amphioxus während des Larvenstadiums die Kiemenspalten, die in zwei Reihen die Wand des Vorderdarmes durchbohren, frei nach außen. Ihre Zahl verharrt eine Zeitlang auf acht bis neun jederseits und nimmt später durch Bildung von neuen und Teilung von schon vorhandenen Spalten erheblich zu, so daß sich auch hier eine außerordentliche Oberflächenentwicklung ergibt. Der Schutz des zarten Atemepithels wird durch Bildung eines Peribranchialraumes erreicht; jederseits erhebt sich dorsal über der Reihe der Kiemenspalten eine Hautfalte, die sich über sie vorschiebt und mit ihrem Gegenüber in der ventralen Mittellinie verwächst; der Peribranchialraum mündet an seinem Hinterende durch eine median gelegene Öffnung nach außen (Abb. 73 B).

Bei allen diesen Formen bietet jede einzelne Kiemenspalte nur eine kleine Oberfläche und die große Atemfläche kommt durch die bedeutende Zahl der Spalten zustande. Bei den Wirbeltieren sind nie mehr als acht, meist aber nur fünf, bei den Amphibien vier Kiemenspalten vorhanden; aber die Atemfläche wird hier dadurch vergrößert, daß sich im Bereiche der Spalten feine blutgefäßreiche und dünnwandige Faltenbildungen erheben, die Kiemenblättchen. Der Erfolg dieser Neuerung ist eine bedeutende Raumersparnis: der Kiemenapparat, der bei den größeren Manteltieren bei weitem mehr Platz als alle übrigen Organe zusammen einnimmt und der auch beim Amphioxus die volle Hälfte der gesamten Darmlänge beansprucht, bleibt auf den vordersten Teil des Darmes beschränkt. In der Wirbeltierreihe geht die Entwicklung in der gleichen Richtung weiter: beim Neunauge reicht der Kiemenapparat bis an das zweite Sechstel des Körpers, bei den Haien und Rochen nimmt er häufig immerhin ein Siebentel bis ein Neuntel der Körperlänge ein, bei den Knochenfischen wird er ganz in die Kopfregion einbezogen.

Die Kiemenspalten sind durch die ganze Reihe der Fische morphologisch gleichwertig; sie werden als sackartige Ausstülpungen des Vorderdarmes angelegt, die dann nach außen durchbrechen. Ebenso sind die Gewebsbalken, die zwischen den Kiemenspalten stehen bleiben und sie vorn und hinten begrenzen, die sogenannten Schlundbogen, bei allen Fischen homolog; der vorderste ist der Kieferbogen, der zweite der Hyoidbogen, dann folgt eine wechselnde Anzahl von Kiemenbogen. In diesen Schlundbogen verlaufen, vom Herzen kommend, die zuführenden Gefäße der Kiemen, die Kiemenarterien, und ihre abführenden Gefäße, die Kiemenvenen, die sich dorsal vom Schlund zur Körperschlagader (Aorta) vereinigen. Die größte Zahl von Kiemenspalten, acht jederseits, kommt bei dem Haifisch Heptanchus vor. Die Rundmäuler besitzen nur sieben; die vorderste Kiemenspalte, zwischen Kiefer- und Hyoidbogen, wird bei ihnen wohl angelegt, kommt aber nicht zum Durchbruch und verstreicht. Bei den Selachiern (Abb. 194, S. 307) und manchen Ganoiden wird diese zum sogenannten Spritzloch, das, von den übrigen Kiemenspalten gesondert an der Oberseite des Kopfes, nicht weit hinter den Augen liegt. Im übrigen bleiben bei Hexanchus sechs, bei den meisten Selachiern und den Ganoiden jedoch nur fünf Kiemenspalten erhalten, indem die beiden hintersten der Rückbildung verfallen; ebenso ist es bei den Knochenfischen, bei denen auch die vorderste Spalte nicht durchbricht.

Die Kiemen jedoch, die im Bereich dieser Spalten stehen, sind nicht morphologisch gleichwertig, wenn sie auch die gleichen Leistungen haben und eine große Ähnlichkeit zeigen. Bei den Rundmäulern sind sie entodermalen Ursprungs; sie entstehen an dem Teile der Kiemenspalte, der aus der Darmausstülpung hervorgeht; man kann sie als Darmkiemen bezeichnen; bei Selachiern, Ganoiden und Knochenfischen dagegen bilden sie sich an der Außenseite der Kiemenbogen aus dem äußeren Hautüberzug, dem Ektoderm, zuweilen schon zu einer Zeit, wo die Spalten noch nicht oder nur unvollkommen durchgebrochen sind: sie sind Hautkiemer. Eine Ausnahmestellung nimmt die Spritzlochkieme ein; sie stammt vom Entoderm, und auch ihre Blutversorgung ist anders als bei den übrigen Kiemen: sie wird nicht direkt von einer Kiemenarterie versorgt, sondern erst von der aus dem folgenden Kiemenbogen austretenden Kiemenvene, erhält also Blut, das schon seine Kohlensäure abgegeben und Sauerstoff aufgenommen hat.

Die sieben Paar Kiemenspalten der Rundmäuler (Abb. 240 A) sind zu Kiementaschen erweitert und in ihrer ganzen Ausdehnung mit Kiemenblättchen besetzt; jede mündet mit einer engen Mündung nach außen, mit einer anderen in den Vorderdarm (Abb. 244); dadurch sind die Kiemen gegen Verletzungen und Verklebungen, durch Fremdkörper von

außen und durch Teile der Nahrung von innen her, geschützt. — Bei den Selachiern (Abb. 240 B) stehen die Kiemenblättchen an der Vorder- und Hinterwand der Kiemenspalte, also an der Hinter- und Vorderseite der Kiemenbögen; von jedem Kiemenbogen geht eine schmale Hautfalte nach hinten und überdeckt die nachfolgende Kiemenspalte; indem diese Falte oben und unten mit der unterliegenden Haut verwächst, verengert sie die Außenöffnung der Spalte und gibt ihr damit größere Sicherheit. — Bei den Ganoiden und Knorpelfischen trägt der Schlundbogen, der die fünfte der vorhandenen Kiemenspalten rückwärts begrenzt, keine Kieme mehr, ja manchmal hat auch der vorhergehende nur eine Reihe Kiemenblättchen. Die Länge der mit Kiemenblättchen besetzten Strecke jedoch und damit die Zahl der Blättchen selbst und die gesamte Atemfläche ist dadurch vergrößert, daß der Kiemenbogen nicht gerade von oben nach unten verläuft, wie bei den Selachiern, sondern unter mehr oder weniger spitzem Winkel nach hinten geknickt ist.

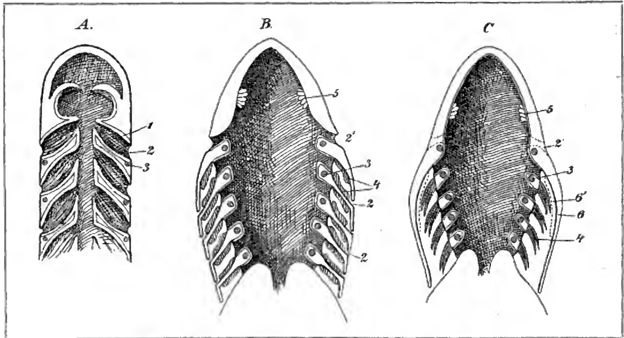


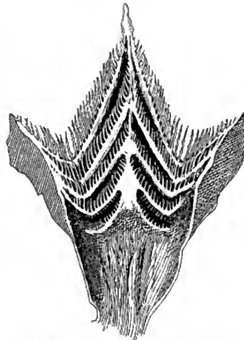
Abb. 240. Dorsale Hälfte des Kopfes mit dem Kiemenapparat.
A bei Rundmäulern, *B* bei Selachiern, *C* bei Ganoiden und Knochenfischen.
1 Kiementasche, *2* äußere Öffnung der Kiemenspalte, *2'* Spritzloch, *3* Schlundspange, *4* Kieme, *5* Spritzlochkieme, *6* Kiemendeckel mit der zugehörigen Kieme *6'*. Nach Goette.

Die Lage der Kiemenblättchen in zwei Reihen auf der äußeren Kante der Bögen (Abb. 240 C) ist nur dadurch ohne Gefahr mechanischer Verletzungen möglich, daß sich vom Hyoidbogen aus eine Hautfalte, von Skelettstücken gestützt, als Kiemendeckel über die gesamten Kiemenspalten herüberlegt, so daß gleichsam jederseits ein Peribranchialraum gebildet wird, der durch eine lange Spalte nach außen mündet. Andrerseits können unter solchen Umständen die Kiemenspalten enge und die Bögen schmal sein, so daß der ganze Kiemenapparat auf engen Raum zusammengedrängt wird. Die am Hyoidbogen ansitzende Kieme ist bei den Ganoiden auf die Innenseite des Kiemendeckels gerückt und zur sogenannten Opercularkieme (*6'*) geworden, bei den Knochenfischen ist sie geschwunden.

Gegen den Mundraum sind die Kiemen der Knochenfische ebenfalls vor Verletzungen gesichert, die ihnen durch vorbeistreichende Nahrungsteilchen drohen könnten: die Kiemenbogen sind innen mit ineinandergreifenden oder die Spalten überdeckenden Fortsätzen besetzt, sie tragen einen Reusenapparat, der bei den Raubfischen, die große Nahrungsbrocken schlucken (z. B. Hecht, Zander) nur in einigen Stacheln besteht, bei Friedfischen (z. B.

Karpfen, Maifisch, Abb. 241) dagegen so eng ist, daß er eine Verunreinigung der Kiemen wirksam verhütet und zugleich ein Entwischen der kleinen Beutetierchen mit dem Atemwasser verhindert. Man kann in vielen Fällen aus der Beschaffenheit dieses Apparates geradezu einen Schluß auf die Art der Nahrung ziehen.

Den feineren Bau der Kiemenblättchen wollen wir von den Knochenfischen, wo sie am eingehendsten untersucht sind, etwas genauer schildern. Ein solches Blättchen (Abb. 242 A) ist eine spitz dreieckige oder lanzettliche Schleimhautfalte und enthält im Innern einen Stütz- und Bewegungsapparat, bestehend aus einer bald knorpeligen, bald knöchernen Kiemengräte, die von Bindegewebe umhüllt ist, und aus Muskeln, die die Blättchen zweier Nachbarreihen einander nähern und voneinander entfernen können. Die Haut ist auf den flachen Seiten in eng stehende quergerichtete Fältchen gelegt, auf denen das Epithel dünner ist als an anderen Stellen des Blättchens. Beim Hecht kommen solcher Fältchen etwa 150 auf 10 mm zu stehen, und die Oberfläche des Blättchens wird dadurch auf das Vierfache vermehrt. Parallel dem Kiemenbogen verlaufen die beiden großen Kiemengefäße, Kiemenarterie und -vene, an der Berührungsstelle der beiden Blättchenreihen (Abb. 242 B). Die Arterie gibt an jedes Blättchen ein Gefäß ab, das an der der Nachbarreihe zugewandten Seite des Blättchens bis an dessen Ende verläuft; an jede der kleinen Schleimhautfalten schickt es ein Nebengefäß, und dieses löst sich in ein Netz von Kapillaren auf, die die Falte durchsetzen, sich an ihrem Ende sammeln und in das zur Kiemenvene führende Gefäß einmünden. In den dünnen leistenförmigen Fältchen des Kiemenblättchens werden die Kapillaren von zwei Seiten vom Atemwasser bespült und auf diese Weise reicher mit Sauerstoff versorgt, als wenn sie unter einer glatten Oberfläche lägen.


Abb. 241. Boden des Kiemendarms vom Maifisch (Clupea alosa Cuv.), von innen gesehen, mit Kiemenfilter. Nach Zander.

Die Atmung verläuft bei den Fischen im allgemeinen so, daß die Hauptmenge des Wassers durch das Maul eintritt und durch die Kiemenspalten hindurch nach außen gepreßt wird. Dieser Vorgang verläuft in zwei Zeiten folgendermaßen (Abb. 243 A u. B): Zuerst tritt eine allgemeine Erweiterung ein; die Mundhöhle wird durch Abwärtsbewegen des Mundbodens ausgedehnt, das Maul geöffnet, der Kiemendeckel gehoben; es strömt dabei sowohl durch den Mund als unter dem Kiemendeckel Wasser ein, wenn auch an letzter Stelle die bewegliche Branchiostegalmembran, die den ventralen Rand des Kiemendeckels bildet, einen Teil der Öffnung verschließt. Darauf folgt eine allgemeine Zusammenziehung; das Entweichen des Wassers durch den Mund wird durch eine hinter der Mundöffnung stehende, ventilartig angebrachte Hautfalte (3) verhindert; es wird also alles Wasser durch die Kiemenspalten hinausgepreßt, und bei dem Widerstand, den es an dem sich schließenden Kiemendeckel findet, wird es zwischen die einzelnen Kiemenblättchen hineingepreßt und streicht nicht bloß zwischen ihnen vorbei.

In den Grundzügen ebenso verläuft die Atmung bei den Haien und Ganoiden. Die Rochen aber, die mit ihrem bauchständigem Maule dem Sande aufliegen (vgl.

Abb. 197 S. 310), saugen das Atemwasser durch das weite, dorsal gelegene Spritzloch ein und stoßen es durch die übrigen bauchständigen Kiemenspalten aus. Auch die freilebenden Larven der Neunaugen (Ammocoetes) gleichen in der Art der Atmung den Knochenfischen: das Atemwasser tritt durch Mund und Kiemenspalten ein und nur durch die letzteren aus. Die fertigen Neunaugen (Petromyzon) dagegen sind mit ihrem Saugmund an einen Fisch angeheftet, dem sie saugend Säfte entziehen; sie können also nicht in der gleichen Weise atmen wie ihre Larven, sondern es tritt unter Erweiterung und Verengerung des Kiemenkorbes das Wasser durch die Kiemenspalten sowohl ein als aus. Zugleich aber sind bei der Metamorphose die anatomischen Verhältnisse des Vorderdarms andre geworden (Abb. 244 A u. B): während bei der Neunaugenlarve wie bei den übrigen Fischen der Kiemendarm zugleich von der aufgenommenen Nahrung passiert wird, ist er bei den fertigen Neunaugen durch eine Schleimhautfalte in zwei Abschnitte geteilt, einen dorsalen Speiseweg und einen ventralen Atemraum, in den sich die Kiementaschen öffnen.

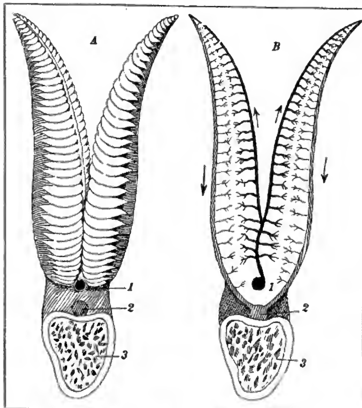


Abb. 242. Querschnitt durch einen Kiemenbogen mit einem Paar Kiemenblättchen eines Knochenfisches. *A* von der Fläche gesehen, *B* mit eingezeichnetem Gefäßverlauf; schematisch. *1* Kiemenarterie, *2* Kiemenvene, *3* Kiemenspange.

Bei manchen Knochenfischen, z. B. dem Karpfen, dem Gründling (Gobio gobio L.) und der Schmerle (Cobitis barbatula L.) kann man beobachten, daß sie in sauerstoffarmem Wasser an der Oberfläche Luft schnappen, die, bei den Atembewegungen mit dem Atemwasser geschüttelt, dessen Sauerstoffgehalt erhöht und dann in Blasen durch die Kiemenspalten wieder austritt. Sie atmen also nicht direkt Luft; vielmehr sterben die meisten Fische sehr schnell an der Luft. Das kann nicht durch Vertrocknen der Kiemen bewirkt werden, sondern es ist wahrscheinlich die Verminderung der Atemfläche durch Verkleben der Kiemenblättchen miteinander, was den Tod herbeiführt. Im übrigen ist die Schnelligkeit, mit der Fische in der Luft sterben sehr verschieden: der Hering geht zugrunde, sobald er aus dem

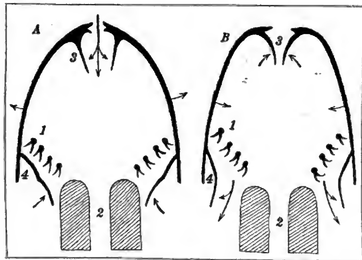


Abb. 243. Schema der Atmung bei einem Knochenfisch. *A* Einatmung, *B* Ausatmung, *1* Kiemenbögen, *2* Schlund, *3* Mundfalte, *4* Branchiostegalmembran. Nach Dahlgren.

Wasser genommen wird, der Aal kann viele Stunden außerhalb des Wassers aushalten — es sind offenbar uns noch unbekannte Unterschiede in der Organisation, die eine größere oder geringere Lebenszähigkeit bewirken.

Aber wie bei Krebsen und Schnecken, so sind auch bei den Fischen manche Arten zur direkten Veratmung von Luft befähigt, und zwar sind verschiedene Wege zum gleichen Ziel eingeschlagen; dadurch wird ihnen teils das Leben in verdorbenem Wasser ermöglicht, teils auch ein längerer oder kürzerer Aufenthalt außerhalb des Wassers gestattet.

In eigenartiger Weise geschieht die Luftatmung beim Schlammpeitzger (Cobitis fossilis L.) und z. T. auch beim Steinbeißer (Cobitis taenia L.). Der Schlammpeitzger (Abb. 245) lebt in schlammigen Bächen und Gräben, deren Wasser oft sehr arm an Sauerstoff ist. Er kommt oft an die Oberfläche, um Luft zu schnappen; diese läßt er aber nicht unter den Kiemendeckeln wieder austreten, sondern er verschluckt sie: wenn sie beim nächsten Aufstieg durch den After wieder ausgestoßen wird, enthält sie nur noch 10 bis 13 Raumteile Sauerstoff, hat also etwa die Hälfte ihres Sauerstoffs abgegeben. Die Untersuchung zeigt, daß bei diesen Fischen der mittlere und hintere Abschnitt des Mitteldarms sehr reichlich mit Blutkapillaren versorgt ist, die bis dicht unter das hier niedrige Epithel reichen, daß er also zum Atemdarm geworden ist, während der vordere Teil des Mitteldarms allein oder doch in der Hauptsache der Verdauung dienstbar ist. Die Ausscheidung von Kohlensäure geschieht jedoch nicht in der Darmschleimhaut, sondern geht nur durch die Kiemen vor sich. Normalerweise greifen Kiemen- und Darmatmung ineinander. Wenn aber der Fisch genug sauerstoffreiche Luft aufgenommen hat, kann er die Kiemendeckelbewegungen zeitweise ganz einstellen; das Blut wird dann vom Darm aus genügend mit Sauerstoff versorgt; andrerseits übt er in gutem Wasser bei niedriger Temperatur (+ 5° C) fast nur Kiemenatmung, die aber bei gesteigertem Stoffwechsel das Sauerstoffbedürfnis nicht zu decken vermag. Der Steinbeißer aber benutzt die Darmatmung nur zur Aushilfe; wir sehen in ihm gleichsam eine Vorstufe der beim Schlammpeitzger soweit gediehenen Anpassung verkörpert. Ebenso wie unser Schlammpeitzger sollen auch die südamerikanischen Panzerwelse der Gattungen Callichthys, Hypostomus und Doras Darmatmung zeigen.

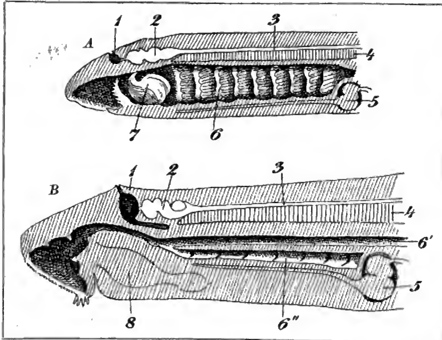


Abb. 244. Medianschnitt durch die Kiemenregion der Neunaugenlarve (Ammocoetes) und des erwachsenen Neunauges (Petromyzon).
1 Nasengrube, 2 Gehirn, 3 Rückenmark, 4 Chorda, 5 Herz, 6 Kiemendarm, der beim erwachsenen Tier durch eine Hautfalte in einen Speiseweg 6' und einen Atemraum 6'' gesondert ist, 7 Mundsegel, 8 Saugmuskulatur.

In andrer Weise geschieht die Veratmung atmosphärischer Luft bei den Labyrinthfischen, von denen jetzt viele von den Liebhabern in Aquarien gehalten werden. Zu



Abb. 245. Schlammpeizger (Cobitis fossilis L.).
Das obere Exemplar schnappt an der Oberfläche Luft und läßt zugleich Luftblasen durch seinen After entweichen.

ihnen gehören z. B. der Kletterfisch (Anabas scandens Daldorff), die Makropoden (Polyacanthus), der Gurami (Osphromenus) und die Schlangenköpfe (Ophiocephalus). Das Organ für die Luftatmung ist der Labyrinthapparat, der ihnen allen zukommt. Er besteht in einer Erweiterung der Kiemenhöhle über dem 1. und 2. Kiemenbogen (3. und 4. Schlundbogen): ein taschenartiger Raum umschließt ein lamellöses, zierlich gefaltetes Skelettstück, das Labyrinth, das durch Umwandlung eines Gliedes der ersten knöchernen Kiemenspange entsteht (Abb. 246). Die Labyrinthtasche öffnet sich sowohl unter dem Kiemendeckel nach außen wie auch in die Mundhöhle. Der Hautüberzug des Labyrinthknochens und die Taschenwand sind überaus reich mit zierlichen Blutgefäßnetzen ausgestattet; die zuführenden Gefäße kommen von den Kiemenvenen des 1. und

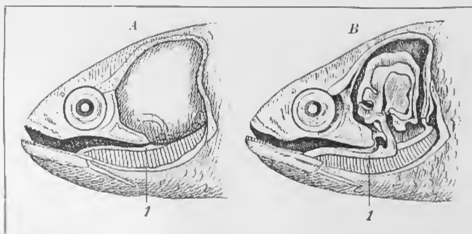


Abb. 246. Labyrinthapparat des Kletterfisches (Anabas), durch Entfernen des Kiemendeckels und der benachbarten Körperwand freigelegt.
Die Labyrinthtasche ist in A geschlossen geblieben, in B geöffnet. 1 erste Kiemenspange.
Nach Henninger.

2. Kiemenbogens, und das hier mit Sauerstoff beladene Blut fließt durch die Kopfvene zum Herzen zurück. Daß die Fische neben der Kiemenatmung wirklich Luft atmen, läßt sich durch Beobachtung und Versuche erweisen. Sie kommen von Zeit zu Zeit an die Oberfläche, um Luft zu schnappen, Anabas z. B. bei mittlerer Temperatur etwa alle drei Minuten. In ausgekochtem Wasser kann Anabas beliebig lange aushalten, wobei er allerdings öfter als sonst zum Luftschnappen aufsteigt; dagegen geht er auch in sauerstoffreichem Wasser bald zugrunde, wenn man ihn durch ein ausgespanntes Netz hindert, an der Oberfläche Luft aufzunehmen. Dem entspricht die freie Lebensweise der Labyrinthfische; sie sind alle mehr oder weniger ausgeprägte Schlammfische und manche können ein zeitweiliges Austrocknen ihrer Wohngebiete während der heißen Zeit vertragen; einige vermögen bis zu fünf Tagen, vielleicht noch länger außerhalb des Wassers zu leben, und vom Kletterfisch wird berichtet, daß er weite Wanderungen über Land macht.



Abb. 247. Senkrechter Schnitt durch den Boden eines ausgetrockneten Gewässers mit dem Lager eines eingekapselten afrikanischen Schlammfisches (Protopterus annectens Ow.).

Einer dritten Art von Luftatmung begegnen wir schließlich bei den Dipnoërn oder Lurchfischen: bei ihnen ist die Schwimmblase neben den Kiemen zum Atmungsorgan geworden; ihre Schleimhaut hat durch maschige Erhebungen eine reich entwickelte Oberfläche bekommen und ist mit einem dichten Blutkapillarnetz ausgestattet, so daß sie an die Lungen mancher Amphibien erinnert. Ceratodus, der Lungenfisch Australiens, kommt alle 30 bis 40 Minuten an die Oberfläche, um unter dumpfgrunzendem Geräusch seine Schwimmblasenluft zu erneuern; dank dieser

Luftatmung kann er während der heißen Jahreszeit in Pfützen und Lachen ausdauern, deren Wasser durch Fischleichen und faulende Algen verpestet ist. Der afrikanische Lungenfisch Protopterus (Abb. 247) wühlt sich beim Austrocknen der Gewässer in den Schlamm ein und deckt sein Sauerstoffbedürfnis während dieses Sommerschlafes ganz durch Luftatmung.

Die Amphibien haben als Larven (Abb. 266, *10*) ebenfalls Kiemenatmung; aber nur die Perennibranchiaten, zu denen u. a. der Olm der Karstgrotten (Proteus anguineus Laur.) und der japanische Riesensalamander (Megalobatrachus maximus Schleg.) gehören, behalten diese zeitlebens neben der Lungenatmung bei. Es sind in der Regel drei Paar gefiederte verästelte Kiemen vorhanden, an deren Wurzeln bei den Larven vier Paar, bei den Perennibranchiaten nur ein bis drei Paar Kiemenspalten ausmünden. Die Kiemen sind nach dem Ort ihres Entstehens und nach ihrem Ursprung vom Ektoderm denen der Selachier und Knochenfische gleich zu setzen; von entodermalen Kiemen finden sich noch Spuren in Gestalt von kiemenartigen Querleisten an der Wand der Kiemenlöcher. Bei den Larven der Froschlurche sind die Kiemen anfangs frei, wie sie es bei den meisten Schwanzlurchen bis zur Metamorphose bleiben; sie werden aber im weiteren Verlauf der Entwicklung von Hautfalten überwachsen, die wie die Kiemendeckel der Fische eine besondere Kiemenkammer umschließen. Bei den afrikanischen Krallenfröschen (Xenopus) behalten diese Kiemenkammern jede ihre besondere Öffnung; bei den Larven der Unke (Bombinator) und der Geburtshelfskröte (Alytes) fließen diese beiden Öffnungen in der Mitte der Bauchseite zusammen, während bei unseren übrigen Froschlurchen die beiden Kiemenkammern durch einen Quergang verbunden werden und nur die Öffnung der linken Kammer bestehen bleibt, während die der rechten verschwindet. Dabei bilden sich die zuerst vorhandenen Kiemen zurück und es entstehen auf dem gleichen Mutterboden neue, den vorigen ähnliche; ein Gegensatz zwischen jenen „äußeren" und diesen „inneren" Kiemen ist aber keineswegs vorhanden. Die Atmung verläuft ganz ähnlich wie bei den Fischen: die Inspiration geschieht unter Öffnen des Mundes, Senken des Bodens der Mundhöhle und Heben des seitlichen Teiles des Kiemenkorbs, die Exspiration unter den entgegengesetzten Bewegungen. Mit der Metamorphose verschwinden die Kiemen, die Kiemenspalten schließen sich und nur die vorderste, zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen, bleibt in großer Ausdehnung als Mittelohr und Eustachische Röhre bestehen. Damit erfolgt das Aufgeben des Wasserlebens, und die schon vorher ausgebildeten Lungen übernehmen die Atmung.

Die morphologischen Grundlagen des Kiemenapparates sind dem Wirbeltiertypus so fest aufgeprägt, daß sie sich auch bei den niemals durch Kiemen atmenden Tieren, den Reptilien, Vögeln und Säugern, erhalten haben und in ihrer Entwicklung auf das deutlichste wiederkehren: vom Vorderdarm der Embryonen gehen Schlundtaschen aus, die in der Fünf-, bei den Säugern in der Vierzahl angelegt werden und manchmal auch unter Durchbruch der Wandung zu wirklichen Kiemenspalten werden (Abb. 34, S. 66). Auch die Bildung der Schlundbögen und der sie stützenden Skeletteile und der Verlauf der Gefäße sind noch ganz so geblieben wie bei den Fischen; nur die eigentlichen Atmungsorgane, die Kiemenblättchen, fehlen. Der ganze Apparat kann nur als Erbteil von kiemenatmenden, fischähnlichen Vorfahren aufgefaßt werden; die Umwandlung seiner einzelnen Abschnitte unter Übernahme neuer Verrichtungen haben wir teils schon kennen gelernt (S. 307 f.), teils werden wir sie noch zu betrachten haben.

c) Die Luftatmung der Wirbeltiere.

Wir sahen, wie bei mehreren großen Abteilungen, den Krebsen, den Schnecken und den Fischen, die Luftatmung neben der ererbten Wasseratmung auftritt und sie hie und da sogar ganz verdrängt. Der viel reichlichere Sauerstoffgehalt der atmosphärischen Luft gegenüber dem Wasser bietet bedeutende Vorteile für einen energischen Gasstoffwechsel; wir begegnen daher gleichsam Versuchen, diese bei weitem ausgiebigere Art der Atmung einzuführen. Diese Versuche sind aber nur bei den Landschnecken, den Landgliederfüßlern (Tausendfüßern, Insekten und Spinnen) und den Landwirbeltieren „völlig geglückt". Der bei weitem reichere Gasstoffwechsel der Landtiere gegenüber den Wasseratmern ist durch die Versuche von Jolyet und Regnard zahlenmäßig nachgewiesen. Wenn man das Gewicht der Kohlensäure berechnet, die ein Tier für ein Gramm seines Körpergewichts in einer Stunde ausscheidet, so erhält man Zahlen, die für die Wassertiere sehr niedrig, für die Landtiere dagegen zehn- bis hundertmal höher sind. Jene Kohlensäuremenge beträgt für den Blutegel 0,03—0,07 mg, für die Auster 0,02 mg, für die Mießmuschel 0,05 mg, für den Flußkrebs 0,06 mg, für den Flohkrebs (Gammarus) 0,18 mg, für den Katzenhai (Scyllium stellare L.) 0,09 mg, für die Schleihe 0,06 mg, für die Ellritze 0,22 mg; von Landwirbeltieren dagegen produziert die Eidechse 2,81 mg, das Huhn 22 mg, das Kalb 7,8 mg, das Kaninchen 14 mg und der Mensch 6,48 mg Kohlensäure. Der Sauerstoff aber ist ein Mittel zur Aktivierung der in den Nährstoffen enthaltenen latenten Energie. Die also mit diesem reicheren Gaswechsel naturgemäß verbundene größere Leistungsfähigkeit und Lebhaftigkeit gibt den Landtieren einen Vorsprung im Kampfe ums Dasein; so ist es nicht zu verwundern, daß die Zahl der Arten der Luftatmer weit bedeutender ist als die der Wasseratmer; wenn die Gesamtzahl der bekannten Arten vielzelliger Tiere auf 412600 angesetzt wird, so kommen davon auf Luftatmer 330250, also volle vier Fünftel.

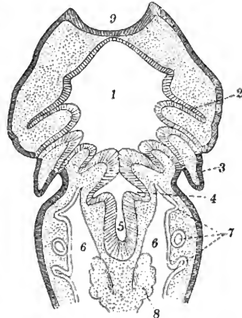


Abb. 248. Horizontaler Durchschnitt durch die Vorderhälfte einer Amphibienlarve.
1 Kiemendarm, 2 Kiementasche, 3 Kieme, 4 Lungenanlage, 5 Darm, 6 Leibeshöhle, 7 Vornierenkanälchen und ihre Mündungen in die Leibeshöhle, 8 Gefäßknäuel (Glomus) der Vorniere, 9 Mundbucht. Nach Goette.

Von den Organen der Luftatmung sollen hier zunächst die Lungen der Landwirbeltiere besprochen werden, da sie sich in ihrer Entstehung eng an die Kiemen anschließen. Die Lungenanlage liegt nämlich bei den Larven der Froschlurche in unmittelbarem Anschluß an das letzte Paar der Darmkiementaschen und erscheint dadurch diesen morphologisch gleichwertig. Bei den Neunaugen nämlich entstehen hinter der achten Kiementasche, die als letzte durchbricht, noch die Anlagen zweier rudimentärer Kiementaschenpaare; das hinterste liegt ganz im Bereich der Leibeshöhle, und seine Paarlinge verwachsen zu einem Gebilde, das der Lungenanlage bei den Amphibien (Abb. 248), gleicht. Die Lungen der Amphibien wären demnach durch Umwandlung ihres sechsten Kiementaschenpaares entstanden zu denken, und es kann keinem Zweifel unterliegen, daß ihnen die Lungen der Sauropsiden und Säuger gleichwertig sind. In ähnlicher Weise scheint die Schwimmblase der Ganoiden und Knochenfische gebildet zu sein. Zwar ist sie meist unpaar und liegt dorsal vom Darm; aber es kommen auch paarige Schwimmblasen vor, wie bei den Lurchfischen

Protopterus und Lepidosiren; ja in einem solchen Falle, bei Polypterus, einem Knochenganoiden, liegt sie zugleich ventral vom Darm. Auch dorsal gelegene Schwimmblasen münden nicht immer auf dieser Seite, sondern bei Ceratodus, dem dritten der lebenden Lurchfische, mündet der Ausführgang der Schwimmblase auf der Ventralseite des Darmes. Die Verlagerung der Schwimmblase nach der Rückenseite läßt sich aus ihrer statischen Bedeutung (vgl. oben S. 195) unschwer erklären. So erscheinen also Lungen und Schwimmblasen gleichen Ursprungs, hervorgegangen aus rudimentären Kiementaschen, und haben sich nach verschiedenen Seiten ausgebildet. Die Erhaltung dieser Kiementaschen gründet sich auf die Übernahme neuer Funktionen: sie wurden zu Luftbehältern; als solche dienten sie entweder statischen Zwecken und bildeten sich zu Schwimmblasen aus, oder sie traten in den Dienst der Atmung und wurden zu Lungen. Die Lungenatmung mag zunächst nur als Ergänzung der Kiemenatmung gedient haben, wie jetzt noch die Schwimmblasenatmung bei den Lurchfischen. Ihre Alleinherrschaft ist aufs engste mit dem Übergang zur vierfüßigen Bewegung verknüpft, die erst eine volle Ausnutzung der Vorteile des Luftlebens gestattete.

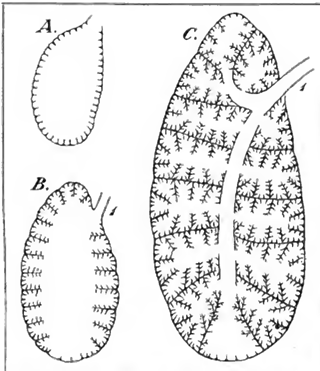


Abb. 249. Schematische Darstellung der zunehmenden Komplizierung der Lungeninnenfläche. 1 Bronchus.

Die beiden Lungen münden gemeinsam in den Vorderdarm ein. Dieser gemeinsame Abschnitt ist bei den Amphibien sehr kurz; gleich unter der Mündung sondern sich die beiden Lungensäcke voneinander. Von den Reptilien an kommt es aber zu einer gemeinsamen Luftröhre, der Trachea, die sich in zwei zu den Lungen führende Röhren, die Bronchen, spaltet. In den kurzen gemeinsamen Abschnitt der Lungen sind bei den Amphibien zwei stützende Knorpelstücke eingebettet, die sich durch ihre Lage im Vergleich zu den übrigen Schlundspangen und durch ihre Muskelverbindung mit der vorhergehenden Spange als Reste der siebenten Schlundspange (fünften Kiemenspange) erweisen. Das bildet eine weitere Stütze für die Ableitung der Lungen von dem rudimentären sechsten Schlundtaschenpaare. Beim Olm (Proteus) noch einheitlich, sind sie bei anderen Amphibien geteilt und werden zur Grundlage für zwei stets wiederkehrende Bildungen, den Ring- oder Krikoidknorpel, der die Luftröhrenmündung umschließt, und die beiden Stellknorpel (Arykuorpel). Diese Teile bilden zusammen einen primitiven Kehlkopf, wie er z. B. den Fröschen zukommt; durch Muskeltätigkeit können die beiden Stellknorpel bewegt werden und bewirken damit die Spannung zweier an sie ansetzender Schleimhautfalten, der sogenannten Stimmbänder, die dabei den Luftweg verengen; beim Ausströmen aus der engen Spalte gerät die Luft in stehende Wellen und es kommt auf diesem Wege zur Erzeugung von Tönen, wie bei den Zungenpfeifen. — Durch weitere Abspaltungen vom Ringknorpel bilden sich wahrscheinlich weiterhin die Knorpelringe, die bei den Sauropsiden und Säugern die Luftröhre und die Bronchen stützen und damit die Offenhaltung der Luftwege gewähr-

leisten; bei den Vögeln kommt es teilweise zu einer Verknöcherung der Ringe. Drei weitere Schlundspangen treten bei den Säugern in den Dienst der Luftwege: die vierte und fünfte verschmelzen zu dem Schild- oder Thyreoïdknorpel, der sich dem primitiven Kehlkopf aufsetzt; damit wird also der stimmbildende Abschnitt in die Tiefe versenkt und vor Verletzungen gesichert; die sechste Schlundspange bildet sich zum Kiemendeckel um.

Die ursprüngliche Sackform der Lunge hat sich in ganz reiner Form nur bei Schwanzlurchen, z. B. bei Triton, erhalten, wo die Wände des Lungensackes vollkommen glatt sind. Bei den übrigen Amphibien und bei dem niedersten Reptil, der Brückenechse (Sphenodon Abb. 250 A) ist zwar noch ein weiter einheitlicher Raum vorhanden; die Wand desselben aber ist mit einem Wabenwerk von Falten bedeckt. Dieses wird bei den höheren Formen immer komplizierter, so daß der Hauptraum mehr und mehr zurücktritt und die Lunge nicht mehr mit einem Sack vergleichbar ist, sondern eher eine schwammige Beschaffenheit erhält. Entwicklungsgeschichtlich ist aber auch bei so kompliziert gebauten Lungen der Binnenraum zunächst immer einfach: er bildet eine direkte Fortsetzung des Luftröhrenastes (Bronchus) in die Lunge und kann als intrapulmonaler Bronchus dem extrapulmonalen gegenübergestellt werden; von ihm aus bilden sich Ausstülpungen, die zu Nebenräumen (Kammern) werden, und indem sich an diesen der gleiche Prozeß wiederholt, erhalten wir Kammern zweiter Ordnung oder Nischen, an denen bei nochmaligem Eintreten der gleichen Oberflächenvermehrung Kammern dritter Ordnung oder Krypten entstehen (Abb. 249 u. 250). Der Binnenraum der Lunge wird also nicht verengt durch Einwucherung von Scheidewänden, sondern erweitert sich mehr und mehr vom Stammbronchus aus durch Bildung von Nebenräumen. Diese Differenzierung hält nicht notwendig in allen Teilen der Lunge gleichen Schritt; besonders am hinteren Ende erhalten sich oft Räume mit weniger differenzierter Wandung (Abb. 250 C und 254).

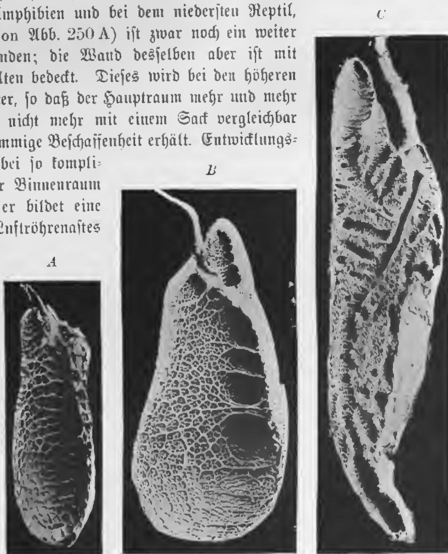


Abb. 250. Reptilienlungen, der Länge nach halbiert. A von der Brückenechse (Sphenodon), B von einer Erdagame (Uromastix), C von einem Waran (Varanus bengalensis Daud.).

Die Lungen der Amphibien haben die größte Einfachheit bewahrt, aber sie sind durchaus nicht bei allen gleich gebildet: glatt sind ihre Wände bei den Tritonen, und während sonst die mit einfachen Kammern besetzte Wandung, wie beim Frosch, vorherrscht, erinnern die höchst ausgebildeten Amphibienlungen, die der Knoblauchskröte (Pelobates),

schon an Reptilienlungen. Auch bei diesen lassen sich verschiedene Stufen der Ausbildung unterscheiden: am niedrigsten stehen, neben Sphenodon (Abb. 250 A.) die Lungen der Eidechsen mit Kammern und Nischen, höher die der Varaniden (Abb. 250 C), wo der freie Binnenraum bis auf den engen intrapulmonalen Bronchus verdrängt ist, am höchsten die der Schildkröten und Krokodile, denen sich die Lungen der Vögel und der niedersten Säuger (des Ameisenigels Echidna) unmittelbar anschließen lassen. Der inneren Differenzierung gesellt sich bei den Säugern noch ein äußerer Zerfall in einige große Lappen bei.

Im allgemeinen paßt sich die Gestalt der Lungen der Körpergestalt an. Bei den Salamandern sind sie schlanker als bei den Fröschen; bei den Schildkröten sind sie breit und kurz, bei den Eidechsen und besonders den Schlangen lang und schmal. Enge Raumverhältnisse der Körperhöhlen können die Rückbildung der einen Lunge bewirken. So haben die Schlangen nur eine Lunge, mit alleiniger Ausnahme der Riesenschlangen (Boiden und Pythoniden), bei denen zwei erhalten bleiben; andre schlangenähnliche Reptilien zeigen Ähnliches: bei der Blindschleiche (Anguis) ist die linke Lunge etwa um ein Drittel kleiner als die rechte, bei den Blindwühlen (Amphisbaeniden) dagegen ist die rechte Lunge nur ganz klein, die linke normal ausgebildet; bei den fußlosen, wurmgestaltigen Schleichenlurchen (Gymnophionen) ist wiederum die rechte Lunge viel stärker entwickelt als die linke. Im Brustkorb der Säuger bewirkt die etwas nach links verschobene Lage des Herzens, daß die linke Lunge kleiner ist als die rechte.

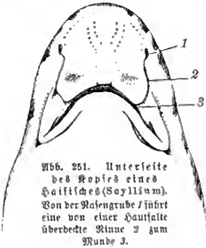


Abb. 251. Unterseite des Kopfes eines Haifisches (Scyllium). Von der Nasengrube 1 führt eine von einer Hautfalte überdeckte Rinne 2 zum Munde 3.

Die Erneuerung der Luft in den Lungen ist für die Atmung von allergrößter Wichtigkeit. Könnte durch völlige Zusammenziehung der Lungen die gesamte Luftmenge ausgestoßen und durch die darauffolgende Erweiterung neue Luft eingesogen werden, so wären die Atmungsbedingungen außerordentlich günstige. Das ist aber in keinem Falle möglich; die zarte blutgefäßreiche Wandung würde solche Zusammenpressungen nicht aushalten. Immer wird nur ein Teil der Luft entfernt, und die neu aufgenommene vermischt sich mit dem sauerstoffärmeren und kohlensäurereicheren Rückstand, der sogenannten Residualluft. Wenn wir also früher darauf hingewiesen haben, daß die Luftatmer eine so vielmal größere Menge von Sauerstoff zur Verfügung haben als die Wasseratmer, so ist das doch dahin zu beschränken, daß für den Gasaustausch in den Lungen nicht eigentlich die freie Atmosphäre, die zu einem Fünftel aus Sauerstoff besteht, sondern die ziemlich sauerstoffärmere Lungenluft in betracht kommt. Vielleicht sind gerade jene einfacher gebauten, blutgefäßarmen Endabschnitte der Reptilienlungen (Abb. 254) so zu deuten, daß dorthin der größte Teil der Residualluft verdrängt wird und die stärker respiratorisch tätigen Teile der Lunge so lange in den vollen Genuß der sauerstoffreicheren Luft treten, bis sich eine ausgleichende Mischung hergestellt hat. Eine solche Einrichtung hat aber nur Sinn bei Lungen mit weitem Binnenraum; die verästelten Bronchen dagegen gestatten auch der Residualluft, nach allen Seiten gleichmäßig auszuweichen.

Bei den luftatmenden Wirbeltieren hat sich ein neuer Weg für die Aufnahme des sauerstoffführenden Mediums gebildet. Während bei den Fischen das Atemwasser durch den Mund eingeführt wird, gelangt bei ihnen die Atemluft im allgemeinen durch den

Nasenraum in die Lungen. Ermöglicht ist das durch die Ausbildung der Choanen, einer Verbindung der Riechgrube mit der Mundhöhle, die bei den Selachiern in der Weise angebahnt ist, daß die von jeder Nasengrube zum Munde verlaufenden Rinnen durch Hautfalten überdeckt sind (Abb. 251); unter den Fischen finden sich Choanen sonst nur bei den luftatmenden Lurchfischen. Die innere Mündung der Choanen liegt bei ihnen und den Amphibien ganz vorn im Mundhöhlendach, so daß Luftweg und Speiseweg auf eine weite Strecke zusammenfallen; bei manchen Reptilien und den Vögeln (Abb. 252 A, *11*) aber werden sie nach hinten in größere Nähe des Luftröhreneingangs verschoben durch die Bildung des knöchernen Gaumens, wobei ein dorsaler Abschnitt der Mundhöhle durch die seitlich hereinwuchernden Knochenplatten der Gaumenbeine abgekammert wird. Bei den Säugern endlich schließt sich dem knöchernen Gaumen nach hinten noch eine Hautfalte, der weiche Gaumen, an (Abb. 252 B, *3*), der sich von vorne her dem Kehldeckel (*4*) anlegt und so die völlige Abkammerung des Luftwegs von dem Speiseweg herbeiführt, die für diese Tiere bei ihrer fein zerkauten Nahrung besonders wichtig ist. Die Nahrung nimmt ihren Weg in den Schlund zu beiden Seiten des Kehldeckels; nur bei den Primaten berühren sich weicher Gaumen und Kehldeckel nicht, und die Nahrung wird über den Luftröhreneingang hinweg in den Schlund befördert.

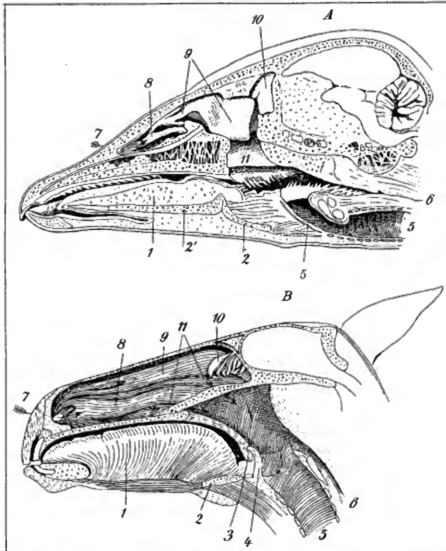


Abb. 252. Medianschnitt durch den Kopf der Gans (*A*) und des Pferdes (*B*). *1* Zunge, *2* Zungenbein, *2'* Os entoglossum, *3* weicher Gaumen, *4* Kehldeckel, *5* Luftröhre, *6* Schlund, *7* Nasenloch (durch den Pfeil angezeigt), *8—10* Nasenmuscheln, *11* Choanen, (in *B* durch Pfeile angezeigt). *A* nach Goeppert, *B* nach Ellenberger verändert.

Die Durchführung des Luftweges durch die Nasenhöhle ist wichtig für das Riechorgan, da der Strom der Atemluft dem Riechepithel beständig Riechstoffe aus der Umgebung zuführt; zugleich wird dabei die Atemluft selbst der Kontrolle des Riechorgans unterworfen und das Tier vor der Einatmung verdorbener, etwa mit Fäulnisgasen erfüllter Luft bewahrt.

Bei den Amphibien, insonderheit beim Frosch, geschieht die Einatmung nach dem Prinzip der Druckpumpe; die Luft wird nicht in die Lungen eingesogen, sondern geradezu

geschluckt. Diese Art der Atembewegung gleicht etwa derjenigen, die das Wasser durch die Kiemenspalten preßt; man kann fast sagen, das Tier hat die Atembewegungen seiner larvalen Kiemenatmung auch für die Lungenatmung beibehalten. Im einzelnen verläuft die Atmung beim Frosch in folgender Weise: zunächst wird bei geschlossenem Munde durch Senkung des Mundhöhlenbodens die Mundhöhle mit Luft gefüllt, die ihren Weg durch die Nasenlöcher und Choanen nimmt; dann wird die Lunge unter Zusammenziehung der Bauchmuskeln entleert (Exspiration) und gleich darauf bei geschlossenen Nasenlöchern die in der Mundhöhle befindliche Luft, die sich mit der Exspirationsluft nicht vermischt hat, durch Hebung des Mundbodens und die dadurch bewirkte Verengerung der Mundhöhle in die Lungen gepreßt, wo sie bei geschlossenem Kehlkopf bis zur nächsten Exspiration verweilt. In der Pause zwischen zwei Inspirationen erneuert der Frosch beständig unter fortwährenden „oszillierenden" Kehlbewegungen die Luft in der Mundhöhle. Unter dem Epithel des Mundes befindet sich nämlich ein reiches Kapillarnetz, von dem aus blinde Gefäßzapfen zwischen die Zellen des Epithels hinein ragen, so daß das Blut der Epitheloberfläche näher kommt. Also auch hier geht Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe vor sich.

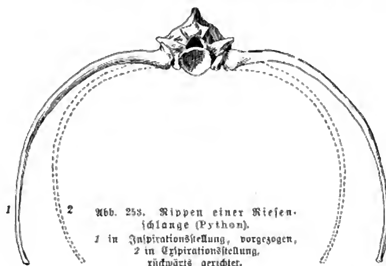


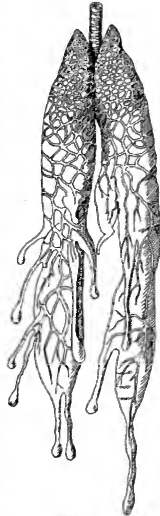
Abb. 253. Rippen einer Riesenschlange (Python).
1 in Inspirationsstellung, vorgezogen, 2 in Exspirationsstellung, rückwärts gerichtet.

Neben Lungen- und Mundhöhlenatmung kommt aber den Amphibien bei der Weichheit ihrer Haut noch eine diffuse Hautatmung zu. Bei dem Frosch ist sie gering; während er bei normaler Atmung in der Stunde für 1 kg Gewicht bis 450 cm³ Sauerstoff aufnimmt, erhält er durch die Hautatmung allein unter gleichen Verhältnissen nur 70—80 cm³ Sauerstoff. Immerhin genügt die Hautatmung zu Zeiten geringen Stoffwechsels zur Deckung des gesamten Sauerstoffverbrauchs, so daß die Frösche auf dem Grunde der Gewässer in Höhlungen oder im Schlamm überwintern können. Die Hautatmung setzt natürlich ein Kapillargefäßnetz dicht unter der Epidermis voraus und ist um so ausgiebiger, je besser dieses ausgebildet ist. Eine Reihe von Salamandern ist völlig auf Mundhöhlen- und Hautatmung angewiesen, da die Lungen bei ihnen ganz zurückgebildet sind; bei dem dahingehörigen Spelerpes (Abb. 139 S. 219) ist daher die Weite der Kapillargefäße unter der Haut dreimal so groß wie bei dem lungenatmenden Feuersalamander.

Einer durchaus anderen Atmungsweise begegnen wir bei den Reptilien. Hier wird die Leibeshöhle, in der die Lungen liegen, abwechselnd erweitert und verengert; bei der Erweiterung preßt der Atmosphärendruck die Luft in die elastischen, ausdehnungsfähigen Lungen hinein; bei der Verengerung zieht sich die Lunge zusammen, da ihre Wand reichlich elastische Fasern enthält und infolge deren Spannung bestrebt ist, einen kleineren Raum einzunehmen, und dabei wird die Luft ausgetrieben. Das Einatmen geschieht also nach dem Prinzip der Saugpumpe, die Luft wird eingesogen. Der Mechanismus, der dies ermöglicht, ist folgender: Die Rippen, die die Leibeshöhle seitlich umfassen und sich zum Teil auf der Ventralseite mit dem Brustbein verbinden, sind beweglich an der

Wirbelsäule eingelenkt; in der Ruhe geht ihre Richtung schräg nach hinten, durch den Zug der Rippenheber- und der Zwischenrippenmuskeln können sie nach vorn bewegt werden. Dabei ist ihre Einlenkung so, daß sich die Enden der Rippen eines Paares voneinander entfernen und zugleich etwas senken, wie man am besten an den nicht mit dem Brustbein verbundenen Schlangenrippen sieht (Abb. 253); es wird durch diese Bewegung besonders der Querdurchmesser, in geringerem Maße auch der senkrechte (dorsoventrale) Durchmesser der Leibeshöhle vergrößert. Das Brustbein wird durch die Rippenbewegung von der Wirbelsäule entfernt und ihr wieder genähert. Da die Rippen der Amphibien nur kurze Stummel sind (vgl. Abb. 89, S. 146), ist eine solche Art der Atmung bei ihnen gar nicht möglich. Bei den Schildkröten, deren Rippen mit dem knöchernen Rückenschild fest verwachsen sind, ist naturgemäß eine Atmung durch Rippenbewegung unmöglich; bei ihnen kommt die Erweiterung der Leibeshöhle durch Verschiebungen des sehr beweglichen Brustbeins und nebenbei des Beckengürtels zustande; die Ausatmung geschieht unter Zusammenziehung der Bauchmuskeln.

Die Zahl der Atemzüge wechselt bei den Reptilien mit der Größe der Tiere, indem kleinere Formen rascher und energischer atmen als größere; auch die Lebhaftigkeit der Tiere bedingt naturgemäß Unterschiede. Außerordentlich langsam folgen sich die Atemzüge beim Chamaeleon; sie wiederholen sich etwa jede halbe Stunde einmal. Dabei bläht sich das Tier, dessen Lunge durch anhängende Luftsäcke zur Aufnahme einer besonders großen Luftmenge fähig ist (Abb. 254), außerordentlich stark auf, um dann im Laufe vieler Minuten langsam zusammen zu fallen. Diese Atmungsweise trägt bei dem trägen, lange Zeit unbeweglich ausharrenden Tiere dazu bei, den Schutz zu erhöhen, den ihm die bekannte Farbenanpassung an die Umgebung gewährt; durch lebhaftere Atembewegungen könnte es eher die Aufmerksamkeit seiner Beutetiere und Feinde erregen.


Abb. 254. Lunge eines Chamaeleons. Nach Wiedersheim.

Neben der Saugatmung kommt bei den Reptilien auch eine Schluckatmung unter Kehlbewegung nach Art der Amphibien vor. Sie ist unter normalen Lebensverhältnissen nur beim Chamaeleon beobachtet; bei Eidechsen und Schildkröten hat man sie bis jetzt nur infolge experimenteller Eingriffe, wie Verhinderung der Rippenbewegung, auftreten sehen — doch ist das vielleicht nur eine Lücke in unseren Beobachtungen. Sie dürfte als ein Erbstück von amphibienähnlichen Vorfahren, als eine Art physiologischen Rudimentes zu betrachten sein.

Die Atmungsweise, wie wir sie bei den Reptilien finden, hat sich bei den Vögeln und Säugern zu höherer Vollkommenheit ausgebildet, und zwar auf verschiedenen Wegen.

Eigentümlich gestaltet sich die Atmung bei den Vögeln. Die Lunge hat hier ihre Elastizität fast ganz verloren; unter außerordentlicher Vermehrung ihrer inneren Oberfläche und ihres Gefäßreichtums ist sie zu einem starren Gebilde geworden und liegt der dorsalen Wandung des Brustkorbs so dicht an, daß die Rippen tiefe, bleibende Eindrücke auf ihrer Rückenseite bewirken. Der aus der Gabelung der Luftröhre hervorgehende

Hauptbronchus tritt meist im Beginn des zweiten Drittels der Ventralseite in die Lunge ein; von ihm gehen eine Anzahl Nebenbronchen („Kammern" vgl. oben S. 379) ab, die sich teils auf der dorsalen, teils auf der ventralen Seite der Lunge nahe der Oberfläche ausbreiten und mäßig verästeln; von diesen entspringen, einander parallel verlaufend, die eigentlich respiratorischen Abschnitte, die Lungenpfeifen (Parabronchien, „Nischen"); ihre dicke Wandung besteht ganz aus respiratorischem Gewebe und wird radiär von sich dichotomisch teilenden Kanälen („Krypten") durchsetzt, die von flachem respiratorischen Epithel ausgekleidet sind. Die Kanäle lösen sich in ein Maschenwerk von feinen Luftkapillaren auf, die innerhalb des Bezirks der gleichen Lungenpfeife und bei guten Fliegern auch in ausgedehntester Weise zwischen benachbarten Lungenpfeifen in Verbindung treten (Abb. 255); so entsteht ein zusammenhängendes feinstes Gerüstwerk von Luftkapillaren, dessen Lückenräume von Blutkapillaren aufs engste durchflochten werden. Bei schlechten Fliegern, wie Boden- und Schwimmvögeln, ist die Verbindung der Luftkapillaren verschiedener Lungenpfeifen nur auf kleinen Strecken durchgeführt. Auf solche Weise kommt es zur Entwicklung einer Atemfläche, wie sie in gleicher Ausdehnung im Verhältnis zu dem beanspruchten Raum sonst in keinem Atmungssystem erreicht ist.

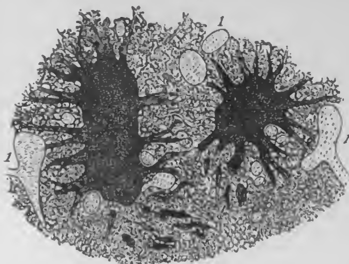


Abb. 255. Schnitt durch eine Vogellunge, bei der die Luftwege injiziert sind.
Es sind zwei Lungenpfeifen getroffen, deren Verästelungen durch ein System feinster Luftkapillaren verbunden sind. 1 Blutgefäße. Nach G. Fischer.

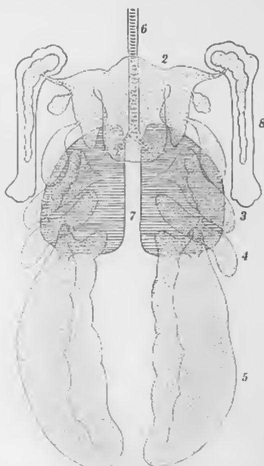


Abb. 256. Schema der Luftsäcke der Taube.
2 Interclavicularsack, 3 vorderer und 4 hinterer thoracaler Sack, 5 abdominaler Sack, 6 Luftröhre, 7 Lunge, 8 Oberarm. Nach E. Heider.

Die Vogellunge besitzt, ähnlich wie die des Chamaeleons und einiger anderer Reptilien, dünnwandige Anhänge, welche blutgefäßarme Ausstülpungen des Lungensackes vorstellen (Abb. 256); diese sogenannten Luftsäcke entspringen jederseits zu fünf von der Ventralseite der Lunge; zu jedem führt einer der Hauptluftwege, der Stammbronchus, die vordersten dorsalen und einige ventrale Nebenbronchen. Die Luftsäcke dehnen sich nach verschiedenen Richtungen im Körper aus (Abb. 257): sie liegen zwischen den Eingeweiden und der Leibeswand, drängen sich z. T. zwischen die Windungen des Darms, ragen mit Ausläufern unter die Furcula und unter das Schulterblatt, sowie zwischen den großen und kleinen Brustmuskel; ihre Fortsätze reichen bis zwischen die Gelenke, sie dringen in die Röhrenknochen ein und durchsetzen die Halswirbel, kurz sie breiten sich weit im ganzen Vogelkörper aus.

So lange nun der Vogel nicht fliegt, wirkt der Atemmechanismus in ähnlicher Weise wie bei den Reptilien: durch die Bewegung der Rippen wird der Raum der Leibeshöhle



Abb. 257. Luftsäcke der Taube, in den Körperumriß eingezeichnet.
1 cervikaler Sack. 2 interclavikularer Sack mit Nebenräumen 2', 3 vorderer und 4 hinterer thorakaler Sack, 5 linker und 6 rechter abdominaler Sack, 7 Luftröhre, 8 Lunge. Nach Br. Müller.

erweitert. Die Rippen bestehen hier, soweit sie sich an das Brustbein ansetzen, aus zwei Teilen, einem vertebralen, der mit der Wirbelsäule gelenkt, und einem sternalen, der sich

am Brustbein befestigt; beide stoßen unter einem Winkel beweglich zusammen. Wenn nun der Vertebralteil der Rippen nach vorn bewegt wird, verbreitert sich der Querdurchmesser des Brustkorbes, wie bei den Reptilien; wenn der Winkel zwischen den beiden Rippenabschnitten vergrößert wird, so entfernt sich das Brustbein von der Wirbelsäule, und der Vertikaldurchmesser des Brustkorbes nimmt zu (Abb. 258). Die Bewegung des Brustbeins ist um so wirkungsvoller, als es bei vielen Vögeln sehr lang ist und weit nach hinten reicht; zugleich wird damit auch der Teil der Bauchdecken, der zwischen Brustbein und Becken ausgespannt ist, von der Wirbelsäule entfernt, so daß insgesamt eine bedeutende Erweiterung des Leibesraumes zustande kommt. Die Luftverdünnung, die dabei in den Luftsäcken, besonders in den drei großen hinteren Paaren, entstehen müßte, wird sofort dadurch ausgeglichen, daß Luft durch die Trachea in die Lunge und diese passierend in die Luftsäcke einströmt: das ist die Einatmung. Durch die entgegengesetzte Rippenbewegung kommt es zur Verengerung der Leibeshöhle und zur Auspressung der Luft aus den Luftsäcken. Somit ist bei den Vögeln die Arbeit, die bei den Reptilien den Lungen allein obliegt, zwischen Lungen und Luftsäcken geteilt: die Lungen besorgen lediglich den Gasaustausch, die Luftsäcke den Wechsel der Atemluft.

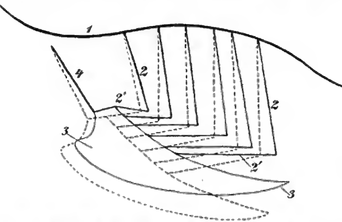


Abb. 258. Schematische Darstellung der Bewegungen von Rippen und Brustbein bei der Atmung des Vogels. Exspirationsstellung ausgezogen, Inspirationsstellung punktiert. 1 Wirbelsäule, 2 vertebraler und 2' sternaler Abschnitt der Rippe, 3 Brustbein, 4 Coracoid.

Die einströmende Luft wird nun zunächst die in den größeren Luftwegen und den Luftkapillaren befindliche veratmete Luft in die Luftsäcke verdrängen und sich an ihre Stelle setzen, dabei aber noch so reichlich in die Luftsäcke strömen, daß diese von einer immer noch verhältnismäßig sauerstoffreichen Luft erfüllt sind; diese tritt nun bei der Ausatmung in die Lunge, verdrängt die veratmete Luft nach außen und strömt, da sie infolge des beschränkten Raums der Trachea nicht schnell abfließen kann, durch das Gerüstwerk der Luftkapillaren, um dort ihren Sauerstoff abzugeben. Es wird also nicht bloß die Einatmung, wie bei den Reptilien, sondern auch die Ausatmung dem respiratorischen Gaswechsel dienstbar gemacht.

Im einzelnen stellen sich aber für das Verständnis dieser Atmungsweise noch eine Anzahl Schwierigkeiten ein. Die Luftsäcke saugen die Luft nur durch eine geringe Anzahl von Luftwegen, im ganzen jederseits durch fünf von 13 bis 17. Die größere Zahl der Nebenbronchen endet blind, und auch das die Lungenpfeifengebiete verbindende Luftkapillarnetz stellt meist keine Verbindung zwischen ventilierten und nichtventilierten Bronchenbezirken her. Aus diesen wird die veratmete Luft bei der Einatmung durch die Saugkraft der Luftsäcke entfernt, bei der Ausatmung aber dadurch, daß der Luftstrom, der an ihrer Ausmündung in den direkt ventilierten Hauptbronchus vorbeistreicht, die in ihnen enthaltene Luft mitreißt. Die Ventilierung der auf der Dorsalseite der Lunge gelegenen Abschnitte wird noch durch andere Momente unterstützt. Wie schon erwähnt, ist hier ein Teil des Lungengewebes zwischen die Rippen eingepreßt; bei der inspiratorischen Vorwärtsbewegung der Rippen nehmen die Zwischenräume zwischen ihnen zu, wie das Schema Abb. 258 zeigt; dadurch müssen die dazwischenliegenden Lungenteile eine Dehnung erfahren

und somit Luft ansaugen, während sie bei der Exspirationsbewegung zusammengedrückt und somit entleert werden. — Die bedeutende Erweiterungsfähigkeit des Leibesraumes und die Ausdehnung der Luftsäcke bewirken, daß die Menge der Residualluft verhältnismäßig gering ist, und machen so, im Verein mit der ungeheuren respiratorischen Oberfläche und ihrer ungemein reichen Blutversorgung, die Atmung der Vögel sehr ausgiebig. So ist es erklärlich, daß trotz des regen Stoffwechsels eine Taube nur 30—60, ja ein Kondor nur 6, ein Pelikan und Marabu nur 4 und ein neuholländischer Kasuar sogar nur 2—3 Atemzüge die Minute macht.

Anders geschieht die Atmung beim fliegenden Vogel. Das Brustbein bildet den Ansatzpunkt für die Flugmuskeln; es kann also beim Flug nicht auf- und abbewegt werden, sondern muß durch Feststellung der Rippen in seiner Lage fixiert werden. Wie geschieht also jetzt die Atmung? Ein einfacher Versuch gibt darüber Aufklärung: Legt man einen Vogel, etwa eine Taube oder eine Krähe, ruhig auf den Rücken, so atmet er zunächst, wie zu erwarten, unter Hebung und Senkung des Brustbeins; verhindert man die Bewegung des Brustbeins, so tritt schnell Atemnot ein und der Vogel wird sehr unruhig; leitet man aber gegen seine Nasenlöcher mit Hilfe eines Gebläses einen Luftstrom, so hören die Atembewegungen fast ganz auf, der Brustkorb bleibt in der Inspirationsstellung und der Vogel liegt da, ohne die geringste Atemnot zu zeigen. Unter den gleichen Bedingungen befindet sich aber der Vogel beim Flug; denn es kommt auf dieselbe Wirkung heraus, ob der Vogel sich gegen die Luft oder die Luft sich gegen den Vogel bewegt. Bei der großen Geschwindigkeit fliegender Vögel (15—90 m in der Sekunde) steht ein starker Luftstrom gegen ihren stets nach vorn gestreckten Kopf bzw. die Nasenlöcher; dieser bläst die Luftsäcke auf. Dann ist es nur notwendig, daß von Zeit zu Zeit Luft aus den Säcken entleert wird, und dies geschieht wohl durch Zusammenziehung der Bauchmuskeln; direkte Beobachtungen darüber liegen nicht vor. Wohl aber spricht dafür die Tatsache, daß bei Flugvögeln das Brustbein nie so weit nach hinten reicht wie bei manchen Läufern, den Tinamus (Crypturus vgl. Abb. 259), so daß für die Wirksamkeit der Bauchmuskeln reichlich Spielraum bleibt; für die Atmung am Boden ist ja eine solche weite Erstreckung des Brustbeins förderlich. Ob durch jeden Flügelschlag die am Fluggelenk und zwischen den Brustmuskeln liegenden Luftsackabschnitte abwechselnd erweitert und verengert werden und dadurch ein Luftwechsel bewirkt werden kann, erscheint sehr zweifelhaft. Je schneller der Vogel fliegt, desto energischer ist auch der Gegenstrom der Luft und damit die Sauerstoffversorgung; daher kommt auch beim schnellsten Flug der Vogel nicht außer Atem, wohl aber, wenn er in einem beschränkten Raume, z. B. einem Zimmer, gejagt wird und an der Decke und der Wand herumflattert und mangels einer freien Flugbahn keinen Gegenwind findet.

Vielleicht erklärt sich damit auch die Fähigkeit der Vögel, in ungeheuren Höhen (sicher bis 4000 m und mehr) zu fliegen und so eine große Arbeit zu leisten, während doch Säuger schon bei Höhen von 3—4000 m infolge der Verdünnung der Luft ermatten und der Bergkrankheit verfallen. Versuche mit der Luftpumpe zeigen, daß in verdünnter Luft Vögel schneller, schon bei 120 mm Quecksilberdruck, sterben als Säuger, die erst bei 40 mm zugrunde gehn. Tauben, die im Luftballon mitgenommen wurden, zeigten sich in großer Höhe unbehaglich und saßen mit geschlossenen Augen zusammengekauert da. Anders wenn der Vogel fliegt; bei der großen Geschwindigkeit hochfliegender Vögel steht ein Luftzug von wohl 50 m Geschwindigkeit in der Sekunde ihnen entgegen und versorgt ihre Lungen reichlich mit Luft, ja er bewirkt wohl auch eine gewisse Verdichtung der

Luft in Lungen und Luftsäcken, so daß dadurch die Druckverminderung wenigstens teilweise ausgeglichen werden kann.

Bei den Säugern wirkt neben der Bewegung der Rippen für den Luftwechsel in den Lungen noch ein andres Mittel mit, die Bewegung des Zwerchfells. Das Zwerchfell ist eine muskulöse Querwand, die den Leibesraum vollständig in zwei Abschnitte teilt, die Brusthöhle, in der die Lungen und das Herz liegen, und die Bauchhöhle, die hauptsächlich von dem Darmkanal und seinen Anhangsdrüsen ausgefüllt wird. Die Mitte des Zwerchfells nimmt das sehnige Centrum tendineum ein, und von hier strahlen nach allen Seiten Muskelbündel aus, die sich an den hintersten Rippen und dem Ende des Brustbeins ansetzen. Die Einatmung geschieht hier durch Erweiterung der Brusthöhle allein. Diese wird z. T. durch die Bewegung der Rippen bewirkt, wie bei den Sauropsiden; einen großen Anteil aber hat die Bewegung des Zwerchfells daran. Im Zustande der Ausatmung sind seine Muskeln erschlafft, und es wölbt sich kuppelförmig in die Brusthöhle vor; die Wölbung wird ausgeglichen und das Zwerchfell gespannt, wenn die Muskeln sich zusammenziehen. Diese Kontraktion fällt zeitlich mit der inspiratorischen Vorwärtsdrehung der Rippen zusammen, und die dadurch erzielte Erweiterung der Brusthöhle addiert sich zu jener. Die dehnbaren Lungen folgen dieser Erweiterung unter dem Drucke der äußeren Luft, die dabei einströmt. Durch dieses Zusammenwirken wird

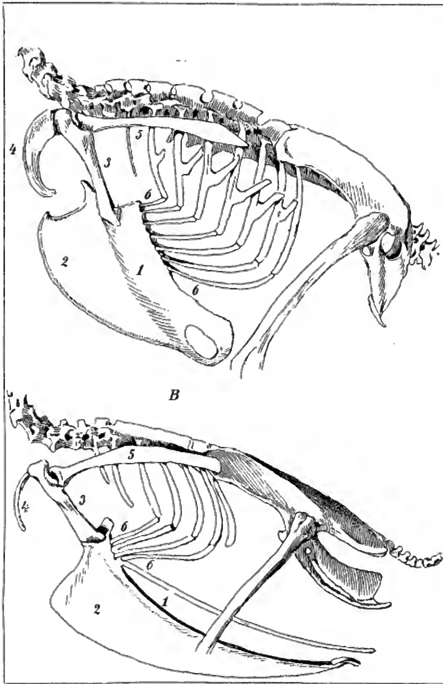


Abb. 259.
Skelett des Brustkorbs *A* vom Habicht und *B* vom Tinamu (Crypturus). *1* Brustbein, *2* Brustbeinkamm, *3* Korakoid, *4* Schlüsselbein, *5* Schulterblatt, *6* Sternalabschnitte der Rippen. Die geringe Zahl der an das Brustbein ansetzenden Rippen und die Zusammendrängung ihrer Ansatzpunkte nach vorn beim Tinamu wäre für einen fliegenden Vogel sehr ungünstig, weil dadurch die Feststellung des Brustbeins als Stützpunkt für die arbeitende Flügelmuskulatur sehr erschwert wird.

es ermöglicht, daß z. B. beim Menschen mehr als die Hälfte der Luft, die die Lungen fassen können, bei starker Ausatmung ausgestoßen, und der Binnenraum der Lungen also auf weniger als die Hälfte verkleinert wird; für gewöhnlich allerdings beträgt die gewechselte Luftmenge nur etwa ein Sechstel der höchsten Kapazität. Die Ausatmung geschieht durch Rückwärtsbewegung der Rippen, und indem die Lungen sich infolge der Spannung der elastischen Fasern in ihrer Wand zusammenziehen, nimmt das Zwerchfell, dessen Muskeln gleichzeitig erschlaffen, wieder seine gewölbte Lage ein; bei heftiger Ausatmung wird es durch Zusammenziehung der Bauchdecken in diese Lage gepreßt.

Das Verhältnis von Rippen- und Zwerchfelltätigkeit bei der Atmung ist nicht bei allen Säugern gleich: bei manchen überwiegt die erstere, bei anderen die letztere. Bei den großen Säugern wie dem Elefanten, den Pferden und den großen Wiederkäuern sind die Vorderbeine so stark belastet, daß der Schultergürtel, an dem sie eingelenkt sind, und der seinerseits an den Rippen befestigt ist, die Beweglichkeit der Rippen, besonders der vorderen, wesentlich beeinträchtigt. Daher ist bei diesen Tieren die Rippenatmung, besonders für den vorderen Teil der Lungen, unbedeutend, und die Zwerchfellatmung spielt die Hauptrolle. Dagegen macht

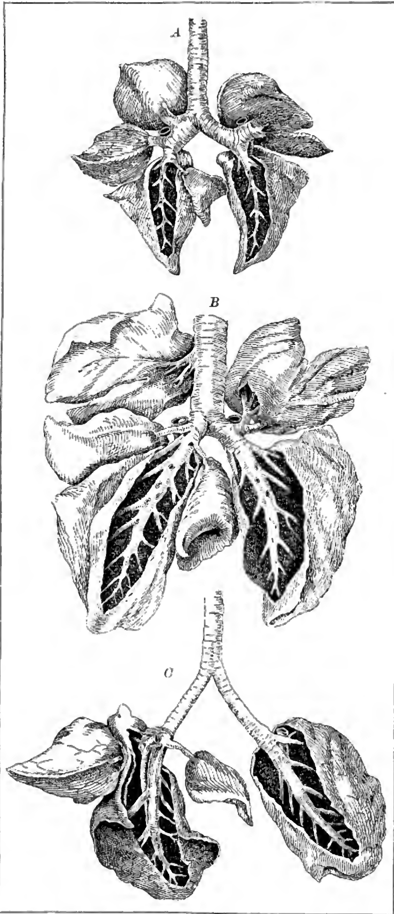


Abb. 260. Lunge mit teilweise freigelegten Bronchen von einem Halbaffen (*A*, Lemur mongoz L.), vom Hausrind (*B*) und vom Schnabeltier (*C*, Ornithorhynchus). Nach Neby.

sich bei kleineren Säugern der Einfluß des Körpergewichts auf den Brustkorb in verhältnismäßig weit geringerem Maße geltend. Vor allem aber sind die Belastungsverhältnisse des Brustkorbes für zweibeinig springende, für kletternde und aufrechtgehende Säuger, wie Känguruh und Springmäuse, Faultiere und Halbaffen, höhere Affen und Menschen, durchaus andere: die Beweglichkeit der Rippen ist hier unbehindert, und die Rippenatmung spielt neben der Zwerchfellatmung eine bedeutende, ja zuweilen eine überwiegende Rolle. Auch bei Wassertieren, wie Seeotter, Robben und Delphinen, wird die Rippenatmung nicht durch die Vordergliedmaßen beeinträchtigt. Das Verhältnis der Rippen- zur Zwerchfellatmung ist beim Menschen genau festgestellt. So atmen wir beim Heben großer Lasten fast nur mit dem Zwerchfell; ferner ist beim Weib die Rippentätigkeit stärker an der Atmung beteiligt als beim Mann; wir haben darin offenbar eine Anpassung an die Schwangerschaft zu sehen, wo die Beweglichkeit des Zwerchfells durch die Füllung der Bauchhöhle beeinträchtigt wird; im Schlaf atmet der Mensch nur durch Rippenbewegung.

Diese verschiedene Art der Atmung spiegelt sich, wenigstens teilweise, im Bau der Lungen wieder. Im allgemeinen ist nämlich die Richtung der Hauptluftwege durch die Zugrichtung der Wände des Brustkorbs bedingt: sie stehen gleichsam in der Richtung des Ansaugens, d. h. bei Rippenatmung mehr nach vorn und quer zur Längsachse, bei Zwerchfellatmung mehr nach hinten gerichtet, bei einer Vereinigung beider in Übergangsrichtungen (Abb. 260 A—C). Ferner sind da, wo die Rippenatmung überwiegt, die vorderen Abschnitte der Lunge besonders stark entwickelt, und die Weite der Seitenbronchen ist hier größer als in den hinteren Teilen (Abb. 260 A); bei vorwiegender Zwerchfellatmung findet das Umgekehrte statt, vor allem ist der vordere Lungenabschnitt zurückgebildet (Abb. 260 C).

Bei sehr vielen luftatmenden Wirbeltieren sind mit dem Atemapparat die Werkzeuge zur Stimmerzeugung verbunden. Durch den Luftstrom, der die Luft zu oder von den Lungen fort führt, werden elastische Membranen, sogenannte Stimmbänder, die in einem festen Rahmen von Knorpel- oder Knochenspangen ausgespannt sind, in Schwingungen versetzt, und es kommt zu abwechselnden Verdichtungen und Verdünnungen der Luft: es entstehen Töne in der Art wie bei Zungenpfeifen. Durchaus nicht alle luftatmenden Wirbeltiere besitzen solche Einrichtungen: sie fehlen vielen Amphibien und den meisten Reptilien; unter den Vögeln sind die meisten Straußenvögel, die Störche und die Neuweltsgeier ohne Stimmbänder; bei den Säugern sind die Waltiere stimmlos. Übrigens sind die Stimmorgane, wo sie vorkommen, nicht durchweg gleich gebaut: bei den Amphibien, Reptilien und Säugern finden sich die Stimmbänder in dem Anfangsabschnitt der Luftröhre, der durch Besonderheiten des Stützapparates ausgezeichnet ist und als Kehlkopf bezeichnet wird; bei den Vögeln dagegen liegt die Stimmlade, der „untere Kehlkopf“ oder besser Syrinx, an der Gabelungsstelle der Luftröhre und enthält, den beiden Bronchen entsprechend, zwei Paar Stimmbänder. Nicht nur der Strom der ausgeatmeten Luft, der beim Menschen ausschließlich zur Stimmbildung dient, sondern daneben zuweilen auch der einströmende Luftstrom kann Stimme erzeugen, so beim Schreien des Esels oder der Rohrdommel oder beim ununterbrochenen Gesang der Lerche oder dem der Gartengrasmücke.

Damit die Stimmbänder durch den verstärkten Luftstrom in Schwingungen geraten können, müssen sie gespannt und der Spalt zwischen ihnen, die Stimmritze, verengert



Abb. 261.
Wasserfrosch (Rana esculenta L.).
Im Wasser das Männchen quakend (mit ausgestülpten Schallblasen), am Lande das Weibchen

werden; dagegen muß sie für das ruhige Atmen offen sein. Die Länge der Stimmbänder und der Grad ihrer Spannung ist bestimmend für die Höhe der erzeugten Töne: längere und schlaffere Bänder geben tiefere, kürzere und straffere dagegen geben höhere Töne; daher haben größere Tiere im allgemeinen eine tiefere Stimme als kleine. Da jedoch auch durch kräftiges Anblasen die Spannung erhöht wird, können auch große Tiere verhältnismäßig hohe Töne erzeugen, die dann besonders laut und durchdringend sind, z. B. beim heftigen Brüllen der Rinder. Je reicher die Muskulatur für die Spannung der Stimmbänder ist, um so mehr läßt sich deren Spannung abstufen, und um so zahlreichere Töne stehen dem Tier zur Verfügung. Beim Frosch und bei den meisten Vögeln ist nur ein Paar solcher Muskeln vorhanden; dagegen besitzen die Papageien drei Paar, die Singvögel sogar bis sieben Paare von Stimmladenmuskeln, und am Kehlkopf des Menschen findet sich eine reich differenzierte Muskulatur. Die besondere Klangfarbe erhalten die Stimmen durch die Gestalt des Raumes, der von den Stimmbändern nach außen zu liegt, des „Ansatzrohres“ der

Zungenpfeife: dieses wird bei Amphibien, Reptilien und Säugern durch die Mundrachenhöhle gebildet, während bei den Vögeln noch die Luftröhre dazu kommt. Beim Menschen wird durch Stellung der Zunge die Gestalt des Ansatzrohres und dadurch der Klang der Laute mannigfach verändert. Die Verlängerung der Luftröhre, die sich bei manchen Vögeln findet und zu eigenartigen Schlingenbildungen derselben Anlaß gibt, z. B. beim Kranich, ist nicht ohne Einfluß auf die Eigenart der Stimme. Der Tonfall der Froschstimme wird mit dadurch bedingt, daß das Tier bei geschlossenem Munde quakt, während das eigenartige Stoßen („Brekekekex") dadurch entsteht, daß der Kehlspalt im Mundhöhlenboden sich abwechselnd mit großer Geschwindigkeit öffnet und schließt.

Bei manchen Wirbeltieren wird die Stimme noch durch Resonanzvorrichtungen verstärkt. So stülpt sich beim quakenden Wasserfrosch jederseits eine Schallblase unterhalb des Mundwinkels kugelig hervor (Abb. 261); beim Laubfrosch vereinigen sich ähnliche Blasen zu einem Kehlsack. Bei einer Anzahl von Säugern finden sich umfangreiche Schallverstärker am Kehlkopf: beim Schimpanse, Orang und Gorilla sind es seitliche Ausstülpungen der Kehlkopfschleimhaut, die sich bei alten Gorillamännchen am Halse herab bis in die Achselhöhle ziehen können; beim Brüllaffen (Mycetes) erstreckt sich vom Kehlkopf aus eine Schallblase bis in den hohlen, aufgetriebenen Körper des Zungenbeins; Erweiterungen des Kehlkopfs finden sich auch bei den männlichen Hirschen und Renntieren. Unter den Vögeln besitzen besonders manche Enten eine Auftreibung der Luftröhre mit verknöcherter Wandung, die sogenannte Trommel.

d) Die Atmung durch Tracheen.

Wie die Wirbeltiere von den Amphibien aufwärts, so nehmen auch mit Ausnahme der Krebse alle Gliederfüßler den Sauerstoff, den sie brauchen, aus der atmosphärischen Luft. Aber nicht bei allen geschieht die Atmung in der gleichen Weise. Einige wenige kleine Formen, wie manche Milben, einzelne Tausendfüßer (Pauropoden) und die meisten Springschwänze (Collembola) haben gar keine besonderen Atmungsorgane; die bei der Kleinheit des Körpers verhältnismäßig große äußere Oberfläche genügt für den Gasaustausch. Im übrigen nehmen die Spinnentiere durch den Bau der Atmungsorgane ebenso wie durch die Art ihrer Atmung gegenüber den Tausendfüßern und Insekten eine Sonderstellung ein. Bei den Skorpionen, die sich durch die stark ausgeprägte Gliederung ihres Körpers und ihr frühes Auftreten in der Erdgeschichte (Silur) als sehr ursprünglich organisierte Spinnentiere erweisen, und bei den echten Spinnen findet die Atmung in sogenannten Tracheenlungen oder Fächertracheen statt, von denen jene vier, diese zwei oder ein Paar besitzen. Die Tracheenlungen (Abb. 69B, S. 104) sind Säcke, die unter der Haut liegen und durch ein schmales Luftloch, ein Stigma, nach außen münden; ihr Hohlraum wird durch seine kräftige Kutikularauskleidung offen gehalten und ist durch eine Anzahl paralleler dünnwandiger Scheidewände, Falten der auskleidenden Wand, in zahlreiche schmale Räume geteilt, die wie die Fächer einer Brieftasche nebeneinander liegen und durch zarte Stützbälkchen in bestimmtem Abstand gehalten werden. Durch die Blätter geht der Blutstrom, der somit hier eine große Oberfläche findet, um aus der Luft, die die Tracheenlunge erfüllt, Sauerstoff aufzunehmen und an sie Kohlensäure abzugeben. Die respiratorische Oberfläche ist hier dem Stigma sehr nahe; daher genügt für die Erneuerung der Atemluft in den Tracheenlungen vielleicht der Diffusionsstrom, der eine fortwährende Mischung der eingeschlossenen mit der äußeren Luft bewirkt; jedenfalls hat die genaueste Beobachtung bei Spinnen und Skorpionen keine Atembewegungen fest-

stellen können; es wäre nur noch die Möglichkeit, daß durch innere Bewegungen in den Tracheenlungen, etwa durch passive Bewegungen der Blätter infolge des Blutstroms, die Lufterneuerung befördert würde.

Bei den übrigen Spinnentieren gehen von den Luftlöchern des Hinterleibs Büschel dünnhäutiger, unverästelter Röhren aus, sogenannte Tracheen, und auch viele Spinnen besitzen ein Paar solcher Büschel neben einem Paar Tracheenlungen; sie werden vom Blut umspült, und durch ihre Wände findet der Gasaustausch statt, und die Lufterneuerung in den Tracheen scheint ebenfalls nur durch den Diffusionsstrom bewirkt zu werden. Ob die Tracheenlungen oder die Röhrentracheen das Ursprünglichere sind, ist schwer zu entscheiden. Beide entstehen als Einstülpungen der äußeren Haut. Röhrentracheen von gleicher Entstehung und ähnlichem Bau kommen auch bei Tausendfüßern und Insekten vor, und wenn man nach den sonstigen Bauverhältnissen die Spinnentiere aus der gleichen Wurzel ableiten könnte, so wäre die nächstliegende Folgerung, daß die Röhrentracheen von den gemeinsamen Vorfahren ererbt und die Tracheenlungen durch Umbildung, d. h. durch Verbreiterung und Abplattung der Röhren, aus ihnen entstanden seien. Schon oben aber (S. 103f.) wurde auseinandergesetzt, daß sich die Spinnentiere getrennt von jenen entwickelt haben. Ob allerdings die Tracheenlungen durch Umwandlung gefiederter Kiemenfüße ihrer krebsartigen Vorfahren entstanden sind oder durch Umbildung von Röhrentracheen, läßt sich zurzeit nicht entscheiden. Jedenfalls ist eine selbständige Entwicklung von Röhrentracheen in verschiedenen Abteilungen der Gliederfüßler höchst wahrscheinlich. So besitzt Peripatus, der Vertreter der kleinen Gruppe der Onychophoren, Büschel von Röhrentracheen, aber nicht in segmentaler Anordnung, sondern in größerer Anzahl unregelmäßig über die Körperringe verteilt; er dürfte kaum mit den luftatmenden Vorfahren der Insekten unmittelbar verwandt sein.

Bei den Chilopoden unter den Tausendfüßern trägt die Mehrzahl der Körpersegmente und bei den Insekten jedes Körpersegment mit Ausnahme der vordersten und hintersten jederseits ein Stigma, bei den Chilognathen jedes Doppelsegment deren zwei, von denen die Luftröhren ausgehen. Die Insekten haben im ganzen meist zehn Stigmenpaare, und zwar zwei oder drei am Thorax und acht oder sieben am Abdomen, an letzterem bei Verminderung der Ringe weniger. Bei den Chilognathen entspringt ein Bündel dünnwandiger, unverästelter Luftröhren von einem an das Luftloch sich anschließenden Vorraum; sie verlaufen eine Strecke weit im Körper, ohne sich zu verästeln oder Anastomosen zu bilden oder sich einzeln zwischen die Organe zu verteilen (Abb. 262 A). Bei den Chilopoden und Insekten dagegen führt jedes Stigma in eine dickwandigere Luftröhre von größerem Durchmesser, die sich vielfach verästelt und ihre zartwandigen Enden zu den einzelnen Organen sendet. Bei den Chilognathen wird zwar durch die segmentalen Tracheenbüschel der Sauerstoff in die Nähe der Organe gebracht, aber immerhin muß das Blut noch den Transport des Sauerstoffs an die letzten Verbrauchsstellen übernehmen. Anders bei Chilopoden und Insekten: hier dringen die Luftröhren tief in alle Organe ein und endigen in ihnen mit feinsten Ästchen, von denen es nicht völlig ausgemacht ist, ob sie im Innern von Zellen oder zwischen den Zellen liegen.

Bei manchen Chilopoden (Henicops, Lithobius) und bei niederen Insekten (Machilis) haben die zu den einzelnen Stigmen gehörigen Tracheenbäumchen ihre ursprüngliche Unabhängigkeit voneinander bewahrt; dagegen wird meist bei Chilopoden und Insekten das Atmungssystem dadurch vereinheitlicht, daß sich Längsverbindungen zwischen den segmentalen Tracheenstämmchen bilden und so ein oder mehrere (drei) Paare von Tracheen-

längsstämmen den Körper durchziehen, die wiederum durch Querverbindungen untereinander verknüpft sind (Abb. 262 B und C). Damit wird der Störung vorgebeugt, die durch etwaige Unwegsamkeit eines einzelnen Stigmas in der Atmung des betreffenden Segments eintreten müßte; es können sogar eine Anzahl Stigmen dauernd verschlossen bleiben, wie das bei vielen Insektenlarven der Fall ist; die Maden der echten Fliegen z. B. haben nur ein vorderes und am Endsegmente ein hinteres Paar Luftlöcher.

Die Tracheen sind epitheliale Röhren aus flachen Zellen, die bei Chilopoden und Insekten innen mit einer je nach dem Durchmesser mehr oder weniger dicken Chitin-

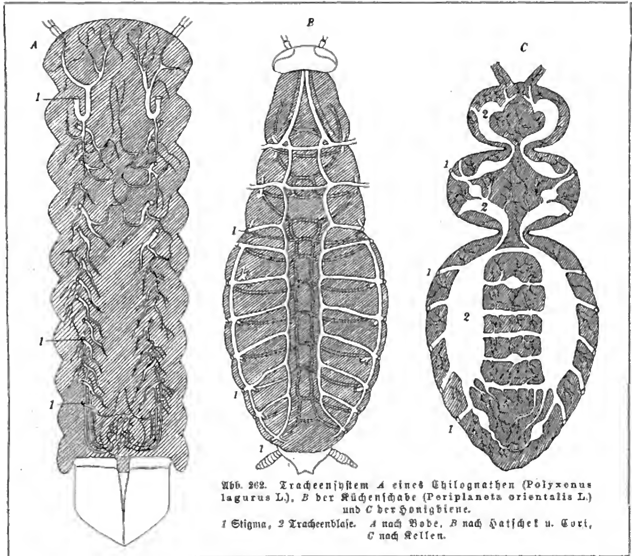


Abb. 262. Tracheensystem *A* eines Chilognathen (Polyxenus lagurus L.), *B* der Küchenschabe (Periplaneta orientalis L.) und *C* der Honigbiene.
1 Stigma, 2 Tracheenblase. *A* nach Bode, *B* nach Hatschek u. Cori, *C* nach Kellen.

schicht ausgekleidet sind; ein spiralig verlaufender Chitinfaden, der zu innerst liegt, sorgt durch seine Elastizität dafür, daß die Röhre offen bleibt und sich stets wieder ausdehnt, wenn sie zusammengedrückt wird; in den feineren Ästen kann daher die Chitinwandung so dünn sein, daß sie in den Zwischenräumen der Chitinspirale für Gase leicht durchgängig bleibt. Nur den letzten feinsten Ausläufern fehlt der Spiralfaden. Bei den Häutungen, wo die Gliederfüßler die Chitinhaut ihres Körpers abstreifen, wird auch die chitinige Auskleidung der Tracheen mit entfernt und durch Zelltätigkeit erneuert.

Die Stigmen sind verschieden gebaut. Im einfachsten Falle stellen sie ein Loch vor, das von einem Chitinringe stets offen gehalten wird, z. B. am Hinterleib der Käfer. Dieses kann durch übergelagerte oder radiär hineinragende, oft fein verästelte

oder gar verfilzte Borsten, die einen sehr wirksamen Filter bilden, gegen das Eindringen von Fremdkörpern geschützt sein (Abb. 263 und 264 C und D 5); auch können mehrere Löcher in einer Chitinplatte liegen, und die von ihnen ausgehenden Röhrchen sich zu einem Tracheenstamm vereinigen, z. B. beim sogenannten Engerling, der Larve des Maikäfers. Häufig sind die Fälle, wo das Stigma von ein paar Lippen begrenzt wird, die übereinander weggreifen oder sich aneinander legen können und so einen Verschluß herbeiführen (z. B. Libellen); auch dann ist durch Härchen und Borsten ein Seihapparat hergestellt, durch den die Atemluft hindurchstreichen muß. Die Stigmen haben eine mehr oder weniger versteckte Lage: die einfachen ungeschützten Stigmen am Hinterleib der Käfer liegen so, daß sie von den Flügeldecken völlig bedeckt werden; bei den Hymenopteren, die sich vielfach in Erdlöchern aufhalten und ihren Leib mit dem Pollen der Blüten bestäuben, liegen die abdominalen Stigmen am Vorderrande der Segmente, so daß sie durch das Übergreifen des vorhergehenden Segments vollkommen bedeckt sind, ohne von der Luftzufuhr abgeschnitten zu sein; bei vielen Zweiflüglern, Netzflüglern und Schmetterlingen gewährt die dichte Behaarung des Körpers den unbedeckten Stigmen Schutz.

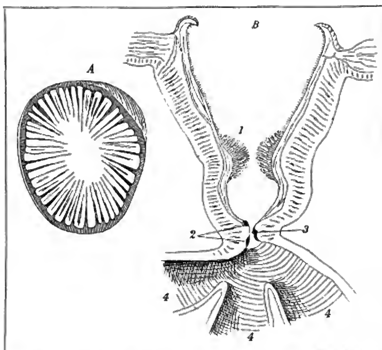


Abb. 263. *A* Erstes Bruststigma der Schafzecke (Melophagus ovinus L.) von oben. *B* Durchschnitt durch ein Stigma der Raupe des Weidenbohrers (Cossus ligniperda L.).
1 Reusenapparat, *2* u. *3* Teile der Verschlußvorrichtung, *4* Luftröhren. Nach Krancher.

Eine für die Atmung sehr wichtige Einrichtung sind die Verschlußapparate der Tracheen, die bei Insekten nirgends fehlen. Sie sitzen an dem Haupttracheenstamm nahe unter dem Stigma und sind nach verschiedenem Plane gebaut: bei den Holzwespen sind es Klappen, beim Floh Pinzetten, bei den Fliegenlarven ein Ring mit Ringmuskeln, in sehr vielen Fällen ein aus mehreren Stücken bestehender Apparat (Abb. 264), dessen die Trachee ringförmig umgreifende Teile, Verschlußbügel (1), Hebel (2) und Band (3), durch einen Muskel gegeneinander bewegt werden.

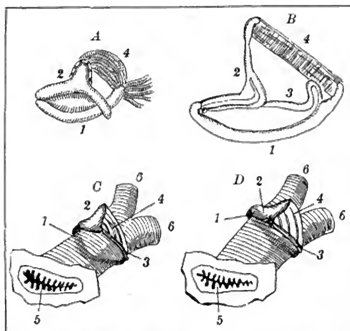


Abb. 264. Tracheenverschlußvorrichtungen.

A von der Küchenschabe, *B* vom Pappelschwärmer, *C* u. *D* vom Hirschkäfer (*C* offen, *D* geschlossen). *1* Verschlußbügel, *2* Verschlußhebel, *3* Verschlußband, *4* Muskel, *5* Reusenapparat, *6* Luftröhren.

A nach Landois, *B* nach Krancher, *C* u. *D* nach Nitsche.

Bei den fliegenden Insekten sind die Tracheen stellenweise zu Luftblasen (Abb. 262 C) erweitert, die aber keinen Spiralfaden enthalten. Am größten und zahlreichsten sind sie bei den Hymenopteren, Schmetterlingen und Fliegen; auch bei den Libellen und manchen Wanzen sind sie reichlich entwickelt; an Zahl und Größe geringer erscheinen sie bei den Eintagsfliegen und Netzflüglern. Unter den Käfern besitzen nur die fliegenden Arten Luftblasen, besonders die Lamellicornier (Maikäfer, Mistkäfer) und die Prachtkäfer; von den Geradflüglern kommen sie nur den wandernden Arten zu, bei den Springern sind sie spärlich ausgebildet. Den Tausendfüßern und Spinnentieren fehlen sie ganz. Daß



Abb. 265. Atmung niederer Wassertiere.

1 Gelbrand (Dytiscus marginalis L.), unten das Männchen (mit Haftscheiben an den Vorderfüßen), eine Perla-Larve packend, oben das Weibchen, Luft schöpfend. 2 Kolbenwasserkäfer (Hydrophilus piceus L.), Luft schöpfend. 3 Wasserspinne (Argyroneta aquatica Cl.), eine Luftblase am Hinterleib in ihre „Taucherglocke" 3' tragend. 4 Teichschnecke (Limnaea stagnalis L.), am Wasserspiegel schwimmend.

die Tracheenblasen mit dem Fluge der Insekten in engstem Zusammenhange stehen, wird besonders dadurch höchst wahrscheinlich, daß sie den flügellosen Weibchen fliegender Männchen fehlen, diesen selbst aber zukommen, so bei manchen Spinnern (Orgyia) und Spannern (Cheimatobia) und dem Leuchtkäferchen (Lampyris). Auch finden wir bei keiner Insektenlarve Tracheenblasen; sie bilden sich erst bei der Verwandlung zum fertigen Insekt aus.

Da die Hauptstämme des Tracheensystems bei den Insekten eine zu dicke Wandung haben, als daß ein ausgiebiger Gasaustausch durch sie hindurch stattfinden könnte, so muß die Luft oftmals einen langen Weg bis zu den Stellen der Atmung machen. Diffusionsströmungen allein würden nur einen langsamen Luftwechsel bewirken können;

dieser wird daher mechanisch befördert, durch Atembewegungen. Die Atmung geschieht bei den Insekten durch abwechselnde Zusammenziehungen und Erweiterungen des Hinterleibs, bisweilen unter geringer Beteiligung des Thorax (manche Käfer). Meist werden die Decken des Hinterleibs durch Muskeltätigkeit gesenkt und dann durch die Elastizität des Chitinskeletts wieder gehoben, eine rhythmische Bewegung, die man beim Maikäfer besonders lebhaft vor dem Abfliegen am Senken und Heben der Flügeldecken, bei den Libellen und Heuschrecken unter begleitendem Öffnen und Schließen der Stigmen beobachten kann; nur die Hymenopteren erweitern den Hinterleib durch Verlängerung und



Abb. 266 Atmung niederer Wassertiere.

1 Rückenschwimmer (Notonecta glauca L.). 2 Wasserskorpion (Nepa cinerea L.). 3 Wasserassel (Asellus aquaticus L.). 4 Larve einer Libelle (Calopteryx) mit drei Tracheenkiemen am Hinterende 5 Eintagsfliegenlarve mit seitlichen Tracheenkiemen 6 Kammschnecke (Valvata piscinalis Müll.) mit ausgestreckter Kieme. 7 Larve der Waffenfliege (Stratiomys). 8 Kolonie des Schlammwurms (Tubifex tubifex Müll.). 9 Strudelwurm (Planaria gonocephala Dug.). 10 Molchlarve.

verengern ihn durch Verkürzung. Die Zahl der Atembewegungen wechselt; sie beträgt beim Hirschkäfer und Wolfsmilchschwärmer etwa 20, bei einer Libelle 30 bis 35 in der Minute, und kann je nach den Umständen beschleunigt oder verlangsamt werden. Erweiterung des Hinterleibs muß eine Erweiterung der Tracheen und ein Einströmen von Luft durch die Atemlöcher bewirken, dient also der Einatmung. Verengerung des Hinterleibs kann eine doppelte Wirkung haben; geschieht es bei offenem Verschlußapparat, so wird die Luft ausgepreßt, das Insekt atmet aus; Zusammenziehung bei geschlossenen Tracheen dagegen preßt die Luft aus den Hauptstämmen in die feinsten Endigungen hinein.

Die Vermehrung der Atembewegungen vor dem Abfliegen, die beim Maikäfer z. B. als „Zählen" bekannt ist, aber ebenso bei vielen anderen Insekten vorkommt, dient der

Füllung der Tracheenblasen. Daß durch die Füllung der Blasen mit Luft das spezifische Gewicht des Insektenkörpers gegenüber der Luft verringert werde, ist ganz ausgeschlossen, und die damit erreichte Ausdehnung des Körpers in die Breite ist auch nicht so bedeutend, daß dadurch die Unterfläche wesentlich vergrößert würde (vgl. oben S. 176). Wahrscheinlich handelt es sich um die Schaffung eines Luftvorrats für die Dauer des Fluges, weil während desselben, wie wenigstens für den Maikäfer und die Libelle beobachtet ist, der Hinterleib zusammengepreßt wird und demnach eine Lufteinfuhr wahrscheinlich nur durch die wenigen Stigmen des Thorax stattfindet.

Das ist um so wahrscheinlicher, als das Sauerstoffbedürfnis der Insekten im allgemeinen ein sehr großes ist, entsprechend der großen Regsamkeit und Beweglichkeit dieser Tiere. Es übertrifft das aller andren Wirbellosen und der Fische und kommt dem der Amphibien mindestens gleich; ja es soll der Sauerstoffverbrauch des Maikäfers etwa dem des Hundes gleich sein, und der des fleischfressenden Schwimmkäfers noch größer. Solche Vergleiche sind freilich sehr vorsichtig aufzunehmen; im allgemeinen haben bei gleicher Lebhaftigkeit kleinere Tiere einen regeren Stoffwechsel als größere, und es sollten nur Tiere von gleicher Größe verglichen werden; der Vergleich des Sauerstoffverbrauches von 1 kg Hund und 1 kg-Maikäfer ist irreführend. Immerhin läßt sich aus jenen Angaben entnehmen, daß die Atmung der Insekten eine vergleichsweise sehr intensive ist.

Auch die im Wasser lebenden fertigen Insekten sind darauf angewiesen, ihren Sauerstoff der atmosphärischen Luft zu entnehmen und müssen daher zur Atmung an die Oberfläche kommen, wobei der Mechanismus der Atmung übrigens von demjenigen bei den luftlebenden Insekten kaum abweicht. Der Gelbrand (Dytiscus marginalis L.) tut dies etwa alle 8 Minuten, der kleinere Acilius sulcatus L. durchschnittlich alle 3 Minuten. Sie versorgen sich dann in irgendwelcher Weise mit einem Luftvorrat, den sie mit sich ins Wasser nehmen. So trägt der Gelbrand und seine Verwandten die Luftblase unter den gewölbten Flügeldecken, wo die Stigmen des Hinterleibs liegen; man kann an dem schwimmenden Käfer den silberglänzenden Rand der Blase am Hinterende sehen. Die verbrauchte Luft wird während des Schwimmens im Wasser ausgestoßen. Dann kommt der Käfer herauf und streckt sein Hinterende aus dem Wasser (Abb. 265, *1*); zwischen den ringsherum mit dem Rande fest anschließenden Flügeldecken und dem Hinterleibsende entsteht ein schmaler Spalt, und durch Einziehen der dorsalen Wand des Hinterleibs saugt der Käfer Luft ein. Durch Abschneiden der Flügeldecken wird das Luftreservoir des Käfers zerstört; er geht dann im Wasser schnell zugrunde, er „ertrinkt"; in feuchter Luft dagegen bleibt er so wochenlang am Leben. — Der Kolbenwasserkäfer (Hydrophilus) dagegen nimmt die Luft an seinem Vorderende mit Hilfe der Fühler auf (Abb. 265, *2*); sie tritt auf die Unterseite, wird dort zwischen seidenartigen Härchen festgehalten und durch die Thoraxstigmen eingezogen, die diejenigen des Hinterleibs hier an Größe weit übertreffen; der Luftvorrat auf der Unterseite reflektiert unter Wasser das Licht wie ein Spiegel und glänzt silberig. Ebenso trägt unter den Wasserwanzen der Rückenschwimmer (Notonecta) (Abb. 266, *1*) seinen Luftvorrat zwischen den Härchen der Bauchseite des Hinterleibs und erneuert ihn, indem er an die Oberfläche kommt und die Bauchseite aus dem Wasser hebt. Bei einigen anderen Wasserwanzen, z. B. dem Wasserskorpion (Nepa) (Abb. 266, *2*), mündet das letzte Stigmenpaar des Hinterleibs auf der Spitze zweier langer Atemröhren, die wie ein Schwanz dem Tiere anhängen und zum Atmen aus dem Wasser herausgestreckt werden.

Auch manche im Wasser lebende Insektenlarven atmen direkt den Sauerstoff der

atmosphärischen Luft. Aber bei ihnen ist nicht eine so große Zahl von Stigmen vorhanden, wie gewöhnlich bei den fertigen Insekten, sondern meist nur das hinterste Paar. Die übrigen Stigmen sind zwar angelegt; es geht von der Stelle, wo sie später zum Durchbruch kommen, ein Zellenstrang mit einem soliden Chitinfaden im Innern zu dem Längsstamm des Tracheensystems, aber ein Hohlraum ebenso wie eine äußere Öffnung fehlen, und nur bei der Häutung werden die Chitinauskleidungen des benachbarten Tracheenbezirkes durch diesen Strang hindurch nach außen befördert. Das Hinterende mit dem funktionierenden Stigmenpaar bringen dann solche Larven an die Wasseroberfläche und können in dieser Lage lange Zeit verweilen, gleichsam am Wasserspiegel hängend. So geschieht die Atmung bei vielen Käferlarven, z. B. der des Gelbrands (Abb. 187) und einer großen Anzahl Fliegenlarven, wie denen der Waffenfliegen (Stratiomys) (Abb. 266, *7*), der Stechmücken (Culiciden) (Abb. 267, *1*) u. a. Die beweglichen, freischwimmenden Puppen (Abb. 267, *2*) der Stechmücken tragen auf dem Vorderende des Thorax dorsal zwei „Hörnchen“, mit denen sie „am Wasserspiegel hängen“; auf deren Spitze befinden sich Stigmenöffnungen, so daß auf solche Weise die Aufnahme atmosphärischer Luft möglich ist. Im einzelnen findet sich eine ungeheure Mannigfaltigkeit in den Anpassungen, die der Vielgestaltigkeit des Heeres der Insekten entspricht.

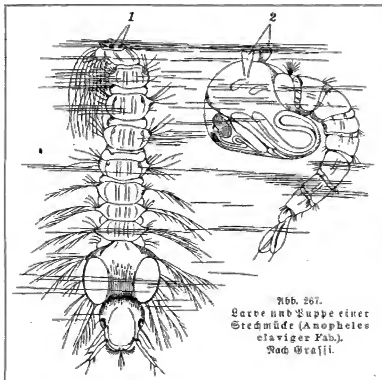


Abb. 267. Larve und Puppe einer Stechmücke (Anopheles claviger Fab.). Nach Grassi.

Die meisten der im Wasser lebenden Insektenlarven sind aber ihrem Aufenthalt noch vollkommener angepaßt, indem sie imstande sind, den im Wasser gelösten Sauerstoff zu veratmen. Ihr Tracheensystem ist vollkommen geschlossen und sie besitzen dünnhäutige Ausstülpungen auf ihrer Körperoberfläche oder im Enddarm, die von einem reichen Geflecht feinster Tracheen durchzogen sind, sogenannten Tracheenkiemen: aus dem umspülenden Wasser diffundiert Sauerstoff in die Tracheen, aus diesen Kohlensäure nach außen; der Gaswechsel vollzieht sich also hier zwischen dem Luftraum der Tracheen und dem Wasser ebenso wie in den Kiemen andrer Wasseratmer zwischen dem Blut und dem Wasser. Tracheenkiemen finden wir bei allen Larven der Eintagsfliegen (Abb. 266, *5*), Perliden (Abb. 265, *1*), Libellen, Köcher- und Florfliegen, soweit sie nicht eine diffuse Atmung besitzen, sowie bei manchen im Wasser lebenden Käfer- und Fliegenlarven und einigen Schmetterlingsraupen. Sie sind verschieden gebaut, bald flache Blätter, bald fadenförmige oder zylindrische Anhänge, zuweilen, wie bei den Larven der Florfliege (Sialis) gegliedert; sie stehen einzeln, paarweise oder in Büscheln, zuweilen auf eine seitliche Linie jederseits beschränkt, wie bei den Eintagsfliegen, wo sie am hinteren Rande der sieben ersten Hinterleibssegmente jederseits in einem Paar sitzen, öfters auch auf

Rücken- und Bauchseite verbreitet. Bei manchen Libellenlarven (z. B. Libellula, Aeschna) stehen die Tracheenkiemen (Abb. 268) im Enddarm und sind Umbildungen der bei den Insekten weit verbreiteten sogenannten Rektaldrüsen; andre Libellenlarven (z. B. Calopteryx, Agrion, Abb. 266, 4) tragen sie als drei fiederartige Anhänge am letzten Hinterleibsring. Die Verschiedenheit der Stellung am Körper zeigt, daß die verschiedenen Tracheenkiemen einander morphologisch nicht gleichwertig sein können.

Auch die Erneuerung des Atemwassers um die Tracheenkiemen geschieht in verschiedener Weise. Bei den Eintagsfliegen sind die blattförmigen Tracheenkiemen zeitweise in schwirrender Bewegung und erzeugen dadurch einen Wasserstrom. Die Libellenlarven mit Tracheenkiemen im Enddarm saugen Wasser in diesen ein und stoßen es wieder aus, nach Willkür so heftig, daß sie durch den Rückstoß mit einem Ruck nach vorn getrieben werden (Abb. 187, S. 295). Die in ihren Röhren sitzenden „Sprockwürmer" der Köcherfliegen erneuern durch schlängelnde Bewegungen ihres Körpers das umgebende Wasser, und in ähnlicher Weise geschieht dies bei Perliden-, Sialiden- und einigen Käferlarven.

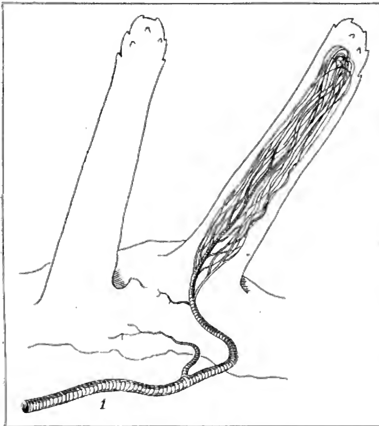


Abb. 268. Tracheenkiemen aus dem Enddarm der Libelle Aeschna cyanea Müll. (900fach vergrößert). 1 Tracheenstamm. Nach Oustalet.

Die Tracheenkiemen werden meist bei der Metamorphose abgestoßen. Die Stelle, wo sie saßen, wird aber nicht etwa zu einem Stigma; sondern diese sind in gleicher Weise vorgebildet, wie das oben für die Larven mit nur einem Paar funktionierender Stigmen geschildert wurde, und werden bei der letzten Häutung geöffnet. Bei den Perliden aber und manchen Köcherfliegen, sowie im Enddarm der Libellen bleiben auch beim fertigen Tier die Tracheenkiemen bestehen; aber sie schrumpfen zusammen und werden funktionslos.

Einzelne wasserbewohnende Larven haben als Atemwerkzeuge dünnwandige Hautausstülpungen, in denen Blut reichlich zirkulirt, die also als echte Kiemen anzusehen sind; sie kommen am Hinterende bei den Larven der Mückengattung Chironomus und manchen Larven und Puppen von Köcherfliegen vor; auch werden bestimmte Anhänge der Larve eines kleinen Wasserkäfers so gedeutet.

C. Exkretion.

Die Energie, die in den aufgenommenen Nährstoffen, den Eiweißkörpern, Fetten und Kohlenhydraten, gebunden enthalten ist, wird für den Tierkörper dadurch verfügbar, daß jene Stoffe in einfachere Verbindungen zerlegt werden, und das geschieht in der Hauptsache unter Aufnahme von Sauerstoff. Die Endprodukte dieses Abbaus werden

aus dem Körper entfernt, und diese Tätigkeit des Protoplasmas heißt Exkretion. Die Organe, die bei den Wirbeltieren die Exkretion zum größten Teil besorgen, sind die Nieren, und dieser Name ist auch vielfach auf die Exkretionsorgane der niederen Tiere übertragen worden.

Die Abbauprodukte des Stoffwechsels sind von verschiedener Art. Fette und Kohlenhydrate, die nur Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff enthalten, können durch vollständige Oxydation bis zu Kohlensäure und Wasser zerlegt werden; andre Oxydationsprodukte sind vor allem Oxalsäure und Milchsäure. Die Kohlensäure wird zum größten Teil in gasförmigem Zustande nach außen befördert, meist an den gleichen Stellen, an denen der Sauerstoff in den Körper aufgenommen wird und die wir bei der Betrachtung der Atmung kennen gelernt haben. Ein andrer Teil der Kohlensäure jedoch, ebenso wie die anderen genannten Säuren, geht Verbindungen ein, teils mit Alkalien, teils mit den Endprodukten der Eiweißzersetzung. Die letzteren enthalten außer Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff vor allem auch noch Stickstoff, nebenbei auch Schwefel und etwas Phosphor; die stickstoffhaltigen Endprodukte bilden die Hauptmasse der aus dem Körper ausgeschiedenen festen und flüssigen Exkretstoffe. Dabei wird Stickstoff nicht als Gas ausgeschieden, sondern in Verbindungen, die vielfach aus Ammoniak und seinen Abkömmlingen bestehen und meist noch Kohlenstoff und Sauerstoff enthalten In den Ausscheidungsstoffen finden sich außerdem mancherlei Substanzen, die aus der Nahrung in den Körper aufgenommen worden sind und ihn unbenutzt, wenig verändert wieder verlassen, z. B. aromatische Verbindungen aus der Pflanzennahrung.

Die Kohlensäure ebenso wie die stickstoffhaltigen Exkrete sind für das Protoplasma schädlich und müssen daher gleich, wenn sie entstehen, unschädlich gemacht, am besten entfernt oder doch wenigstens in ungelöstem Zustande an bestimmten Körperstellen aufgespeichert und so an der Einwirkung auf das lebende Protoplasma verhindert werden. Wenn dies z. B. beim Menschen infolge von Erkrankungen der Nieren nicht oder nur unvollkommen geschieht, so treten schwere Vergiftungserscheinungen auf, die schließlich zu einem qualvollen Tode führen können.

Obgleich nun die Zusammensetzung des Protoplasmas überall eine sehr ähnliche ist, sind doch bei verschiedenen Tieren die ausgestoßenen oder gespeicherten stickstoffhaltigen Stoffwechselprodukte in ihrer genaueren chemischen Zusammensetzung mannigfach verschieden. Teils sind es Ammoniaksalze, teils Harnsäure und die ihr nahe verwandten Stoffe Guanin und Hypoxanthin, teils der einfacher zusammengesetzte Harnstoff. Harnstoff findet sich als Hauptmasse der Exkrete bei den Fischen, Amphibien und Säugern, ist aber bisher bei keinem wirbellosen Tier mit Sicherheit als Exkretionsprodukt nachgewiesen worden. Bei den übrigen Wirbeltieren, den Reptilien und Vögeln, besteht der Harn hauptsächlich aus Harnsäure, und diese finden wir auch bei Echinodermen, manchen Mollusken und vielen Gliederfüßlern, so bei Tausendfüßern und Insekten, zum Teil auch bei Spinnentieren vorherrschend. Guanin enthalten die Exkrete mancher Schnecken und Spinnentiere, vielleicht auch die der Krebse; Hypoxanthin ist zusammen mit Ammoniaksalzen bei Tintenfischen nachgewiesen, und aus Ammoniakderivaten bestehen auch die Exkrete der Spulwürmer. In vielen Fällen sind genauere Untersuchungen noch gar nicht vorhanden.

Diese Verschiedenheiten werden leichter verständlich, wenn man sich bewußt wird, daß die ausgeschiedenen Stoffe sich durchaus nicht mehr in dem Zustand befinden, in dem sie die arbeitenden Organe verlassen haben. Von der Bildungsstätte in den Or-

ganen bis zur Ausscheidungsstätte ist oft ein weiter Weg, auf dem die Stoffwechselprodukte noch umgearbeitet und durch Synthese verändert werden können. So ist in den tätigen Organen bei Säugern kein Harnstoff, bei Vögeln keine Harnsäure nachweisbar; wir wissen vielmehr, daß diese, ihrer Hauptmasse nach, erst in der Leber, durch die Tätigkeit von deren Zellen gebildet werden, vielleicht aus milchsaurem oder karbaminsaurem oder kohlensaurem Ammoniak, also Stoffen, die mit den Exkreten mancher niederen Tiere (Spulwürmer, Tintenfische) mehr Ähnlichkeit haben. Oder: die Hippursäure, die reichlich im Harn mancher pflanzenfressenden Säuger vorhanden ist, wird wahrscheinlich erst in der Niere gebildet durch Synthese zweier vom Blute gesondert dorthin gebrachter Stoffe, der Benzoësäure und des Glykokolls.

Bei den Protozoën geschieht die Exkretion im einfachsten Falle durch die gesamte Oberfläche der Zelle; die gelösten Stoffwechselprodukte diffundieren nach außen und werden so aus dem Körper entfernt. Dieser Vorgang wird aber häufig dadurch befördert, daß beständig ein Wasserstrom durch den Leib des Protozoons hindurchgepumpt wird; das geschieht durch die sogenannte kontraktile Vakuole. Bei vielen Rhizopoden, Geißeltierchen und Wimperinfusorien sieht man im Protoplasma an einer vorgebildeten Stelle einen membranlosen Lückenraum auftreten, der mit Flüssigkeit gefüllt ist und sich mehr und mehr erweitert, bis er, zu einer gewissen Ausdehnung gelangt, sich zusammenzieht, wobei sein Inhalt verschwindet. Eine genaue Untersuchung zeigt, daß dieser nach außen entleert wird. Beobachtet man nämlich solche Protozoën in einem Wassertropfen, worin reichlich feinste Körnchen chinesischer Tusche verteilt sind, so sieht man bei Individuen, deren kontraktile Vakuole am Körperrande zu liegen kommt, wie der Inhalt der Blase bei seinem Ausströmen die Tuschekörnchen an jener Stelle verdrängt. Die Vakuole füllt sich nach erfolgter Entleerung aufs neue, und die Flüssigkeit, die sie enthält, wird dem Körperplasma entzogen. Sie gelangt dorthin teils mit den Nahrungsvakuolen (vgl. S. 267), teils wohl auch durch die gesamte Körperoberfläche. Mit dem so aufgenommenen Wasser wird einerseits dem Protoplasma Sauerstoff zugeführt, andrerseits werden dadurch höchst wahrscheinlich die gelösten Exkretstoffe aus dem Protoplasma entfernt; der experimentelle Beweis dafür steht freilich noch aus. In manchen Fällen sind mehrere kontraktile Vakuolen vorhanden, z. B. bei dem Pantoffeltierchen Paramaecium (Abb. 269), deren zwei, die sich abwechselnd zusammenziehen. Zu der Vakuole führen zuweilen besondre zuführende Kanäle, so bei Stentor (Tafel 7) ein sehr langer, bei Paramaecium deren sechs in strahliger Anordnung.

Wie ausgiebig die Pumptätigkeit der Vakuole wirkt, ergibt sich aus der Berechnung von Maupas, daß Paramaecium aurelia Ehrbg. bei 27° C in 46 Minuten, Stylonychia mytilus Ehrbg. bei 18° C in 45 Minuten, Euplotes patella Ehrbg. bei 25° C in nur etwa 15 Minuten ein dem Zellkörper gleiches Volum Wasser auf diesem Wege entleert. Durch steigende Temperatur wird die Aufeinanderfolge der Kontraktionen beschleunigt; das stimmt zu der allgemeinen Erfahrung, daß damit die Intensität des Stoffwechsels zunimmt. — Manchen Rhizopoden, den Sporozoën und einigen wenigen Wimperinfusorien fehlen die kontraktilen Vakuolen; sie sind also kein unumgänglich notwendiges Organ.

Sehr verbreitet bei den Protozoën verschiedenster Ordnungen ist das Vorkommen fester Exkretkörner und Krystalle im Protoplasma; sie sind von Süßwasser-Rhizopoden, Heliozoën, Geißel- und Wimperinfusorien bekannt. Bei Paramaecium z. B. sind sie in mannigfacher Gestalt, als Krystalldrusen, kreuzförmige Konkretionen und unregelmäßige Bildungen, besonders an den Körperenden in der Nähe der beiden kontraktilen Vakuolen

angehäuft (Abb. 269). Eingehende Prüfung macht es sehr wahrscheinlich, daß sie aus phosphorsaurem Kalk bestehen. Nach der Ansicht mancher Forscher verlassen diese Exkretkörner den Körper als Ganzes mit den Nahrungsresten; wahrscheinlicher aber ist, daß sie allmählich gelöst und mit dem Wasser der kontraktilen Vakuolen nach außen befördert werden.

Wie der selbständige Zellkörper eines Protozoons, so produziert auch jede Einzelzelle im Zellverbande eines Metazoons Exkretstoffe und stößt sie aus. Dort, wo alle oder doch die allermeisten Einzelzellen an der Begrenzung der äußeren und inneren Oberfläche des Tieres teilnehmen, wie bei den Coelenteraten, kann jede ihre Stoffwechselprodukte unmittelbar in das umgebende oder den Darmraum erfüllende Wasser entleeren. Es sind also keine besonderen Exkretionsorgane vorhanden, durch deren Tätigkeit die Exkrete aufgenommen und nach außen befördert werden; man kann hier von einer diffusen Exkretion, wie früher von einer diffusen Atmung, sprechen.

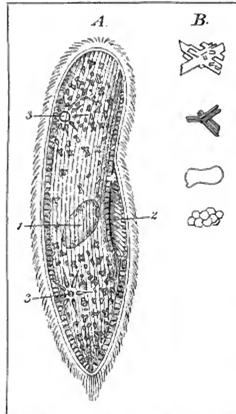


Abb. 269. A Paramaecium caudatum Ehrbg. mit Exkretkörnern. 1 Großkern, 2 Mundbucht, 3 kontraktile Vakuolen. B Einzelne Exkretkörner bei stärkerer Vergrößerung. Nach Schewiakoff.

Dem gegenüber ist die Entfernung der Exkretstoffe bei den übrigen vielzelligen Tieren auf bestimmte Organe beschränkt, denen die Stoffwechselprodukte der Einzelzellen durch die den Körper durchdringende Flüssigkeit zugeführt werden. Sie besorgen teils diese Funktion neben anderen, teils dienen sie ausschließlich der Exkretion. Reine Exkretionsorgane vermissen wir in der Hauptsache bei den Stachelhäutern. Hier scheint besonders das Wassergefäßsystem die Ausscheidung als Nebenfunktion zu haben; auch durch die Atemsäcke der Schlangensterne und andre dünnhäutige Stellen der Körperoberfläche werden wahrscheinlich auf osmotischem Wege Exkretstoffe entfernt. Vor allem aber ist die exkretorische Tätigkeit freibeweglicher Körperzellen, der sogenannten Phagocyten, bei den Stachelhäutern weit verbreitet; diese nehmen Exkretkörnchen, die in der Leibeshöhle oder den Geweben liegen, Reste unbrauchbar gewordener Gewebsstücke oder auch experimentell eingeführte Farbstoffpartikelchen, auf und befördern sie nach außen, indem sie durch die Körperwand auswandern.

Bei der überwiegenden Mehrzahl der Vielzelligen aber ist ein Exkretionsorgansystem vorhanden, das durchweg aus röhrenartigen Bildungen besteht, die sich im Körper ausbreiten und frei nach außen münden. Sie zeigen eine große Mannigfaltigkeit in ihrer Erscheinung; aber die einzelnen Formen sind oft in überraschender Weise durch Übergänge miteinander verbunden, so daß wir eine fast lückenlos zusammenhängende Reihe haben. Zwar ist es unsicher, ob wir es durchweg mit homologen Bildungen zu tun haben; durch weitere Forschung wird sich aber wohl noch vielfach eine morphologische Verwandtschaft nachweisen lassen, wo wir einstweilen nur nach äußerer Ähnlichkeit und gleicher Funktion eine solche vermuten. Wir unterscheiden unter diesen röhrenförmigen, auf der Körperoberfläche mündenden Exkretionsorganen zwei Grundformen. Bei den

einen ist die Röhre im Körper blind geschlossen; wir nennen sie Protonephridien. Die anderen öffnen sich frei in die Leibeshöhle mit einer mehr oder weniger erweiterten Mündung, deren Zellen mit Wimperhaaren besetzt sind, einem sogenannten Wimpertrichter; sie heißen Nephridien.

Protonephridien finden wir zunächst in den Fällen, wo keine Leibeshöhle vorhanden ist, vor allem bei den Plattwürmern. Hier, wo die Körperflüssigkeit meist auf engste Räume, die Interzellularräume, beschränkt ist und sich nicht frei im Körper bewegt, müssen

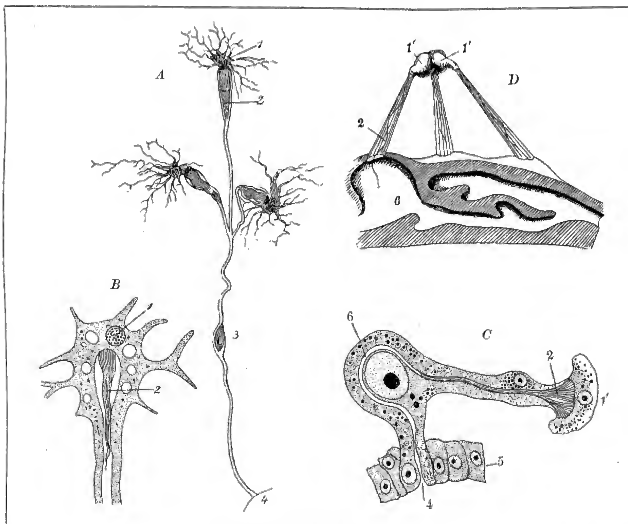


Abb. 270 Protonephridien.

A drei solche von einem Bandwurm (Taenia crassicollis Rud.). *B* Exkretionszelle eines Strudelwurms, stärker vergrößert. *C* Protonephridium des Embryos einer Lungenschnecke (Planorbis). *D* Stück eines Nephridiums des Meeresringelwurms Glycera mit drei „Solenocyten"; der Nephridialkanal *6* ist aufgeschnitten. *1* Kern der Wimperzelle, *1'* Zelleib derselben, *2* Wimperflamme, *3* Kern eines Ausführungskanals, *4* dessen Mündung, *5* Körperepithel, *6* Nephridialkanal.
A nach Bugge, *B* nach Lang, *C* nach Meisenheimer, *D* nach Goodrich.

die Exkretionsorgane gleichsam die Bildungsstätten der Exkrete aufsuchen, wie ja auch bei den größeren freilebenden Formen der Darm sich durch den Körper hin mannigfach verästelt, um die Nährstoffe den Verbrauchsstellen zuzuführen. So finden wir ein verzweigtes Kanalsystem mit einem mittleren oder zwei seitlichen Hauptstämmen, die, meist am Hinterende des Körpers, nach außen münden; vor der Mündung können sie sich zu einer Sammelblase erweitern. Nach mehrfacher Verzweigung enden die Seitenästchen blind. Diese Enden sind durch ein charakteristisches Zellgebilde, die sogenannte Wimperflammenzelle, gebildet. Der Körper dieser Zelle sendet verästelte Ausläufer in das umgebende Gewebe, so daß sie aus einem weiten Gebiete Stoffe aufsaugen kann (Abb. 270

A und B); andrerseits zieht sie sich in eine schlanke Röhre aus, die sich dem Kanalsystem angliedert, und in die am blinden Ende verbreiterte Lichtung der Röhre ragt von der Zelle ein protoplasmatisches Läppchen hinein, die sogenannte Wimperflamme, die, breit und dünn, durch ihre Streifung den Eindruck macht, als sei sie aus einer Anzahl einzelner Wimperhaare verschmolzen. An durchsichtigen Würmern, z. B. der Larve Cercariaeum helicis Brn., die vielfach parasitisch in der Niere unserer Gartenschnecke getroffen wird, kann man die unaufhörlich schlängelnden Bewegungen dieser Wimperflamme beobachten. In dem Zellkörper liegen häufig Vakuolen, die mit Flüssigkeit erfüllt sind und offenbar Exkretstoffe enthalten, die in die Röhre entleert werden sollen; letztere ist zuweilen nahe an der Zelle von einer Vakuole umfaßt, aus der wohl Flüssigkeit in die Röhre hineindiffundieren kann. Die Wellenbewegung der Wimperflamme dient zur Fortbewegung der ausgesonderten Stoffe in den Röhren. Die Wimperflammenzellen sind es, denen die Exkretion obliegt; ihre Zahl in einem Plattwurm ist außerordentlich groß. Die Wandungen des Kanalsystems sind sehr dünn und bestehen aus wenigen, oft außerordentlich langgestreckten Zellen, die mit aktiver Exkretion nichts zu tun haben und höchstens Diffusionsvorgänge gestatten. Auch die Hauptstämme sind nichts weiter als Sammelgänge; bei den Bandwürmern enthalten sie in jedem Glied eine ventilartige Klappe, die ein Rückstauen des Inhalts bei Bewegungen des Körpers verhindert. Bei höher organisierten Strudelwürmern, den Trikladen (z. B. Planaria) bilden sich an den paarigen Hauptstämmen eine Anzahl sekundärer Ausmündungen in bestimmten Abständen unter Wegfall der endständigen Hauptmündung. Damit wird ein Zustand vorbereitet, der sich bei manchen Schnurwürmern findet: der Zerfall des ursprünglich einheitlichen Exkretionssystems in eine Anzahl selbstständiger Abschnitte, deren jeder gesondert nach außen mündet. Während bei denjenigen Plattwürmern, denen ein Blutgefäßsystem fehlt, die Protonephridien durch den ganzen Körper verteilt sind, liegen sie bei den Schnurwürmern an eng umschriebenen Stellen in unmittelbarster Nachbarschaft der Blutgefäße; das Blut trägt ihnen die Exkretstoffe aus dem Körper zu.

Protonephridien finden wir außer in dem Kreise der Plattwürmer (Strudel-, Saug-, Band-, Schnurwürmer, Rädertiere) noch vielfach verbreitet. Vor allem besitzen jene Larven, die mit der freischwimmenden Müllerschen Larve der Strudelwürmer so viel Ähnlichkeit haben, die Trochophoralarven der Ringelwürmer, Sternwürmer und Weichtiere, ein Paar Protonephridien als typische Larvenorgane. Solche finden sich ferner in mehreren Paaren bei den Larven der Egel; auch die Exkretionsorgane der fertigen Egel schließen sich hier an. Ferner finden wir Protonephridien unter den Ringelwürmern bei einigen Familien der Polychaeten, den Phyllodociden, Nephthyiden und Glyceriden, im ausgewachsenen Tiere; bei denjenigen Ringelwürmern, wo die Leibeshöhle entsprechend der äußeren Segmentierung durch Scheidewände in einzelne Abschnitte geteilt ist, muß jeder solcher Abschnitt seinen Exkretionsapparat haben, und so sind die Protonephridien, und ebenso bei anderen Ringelwürmern die Nephridien, segmental angeordnet, zu einem Paare in jedem Körperring; wo aber, wie bei den Terebelliden, jene Scheidewände geschwunden sind, da ist auch die Zahl der Exkretionsröhren viel geringer als die der Segmente, bei Lanice z. B. nur sieben Paar.

Während in der Reihe der Plattwürmer diese Organe ziemlich gleichartig gebaut sind, finden wir hier mannigfache Abänderungen, die bei einem Teil jener Formen wohl damit zusammenhängen, daß die Exkretionsröhren nicht im dichten Zellgewebe, sondern frei in Hohlräumen liegen und von Leibeshöhlenflüssigkeit allseitig umspült werden. Es

übernehmen zunächst neben der Wimperflammenzelle auch die Zellen, die die Röhre des Protonephridiums bilden, exkretorische Funktionen; sie werden zahlreicher und damit die Röhrenwand dicker, und sie enthalten Exkretvakuolen in ihrem Protoplasma: so ist es bei den Larven mancher Lungenschnecken (Abb. 270 C). Weiterhin erlischt die exkretorische Tätigkeit der Wimperflammenzelle ganz, sie bildet nur noch das bewegende Element im Exkretionsorgan; dabei wird der Zellkörper reduziert, anstatt der breiten Wimperflamme tritt nur noch eine einzige lange Geißel in ihnen auf; der an sie ansetzende, ihr zugehörige Röhrenabschnitt mit seiner dünnen Wandung mag vielleicht Flüssigkeit in die Röhre hineinfiltrieren, Harnwasser, das die Exkretstoffe verdünnt und nach außen fortspült. Solche Wimperflammenzellen — man hat ihnen den besonderen Namen Solenocyten gegeben — finden wir an den Protonephridien mancher Trochophoralarven, z. B. derjenigen von Polygordius und an denen mancher Polychaeten (Abb. 270 D). — Nachdem so die Tätigkeit der Wimperflammenzellen mehr und mehr beschränkt ist, können sie schließlich ganz fehlen: so ist es bei den innen blindgeschlossenen Exkretionsröhren der Regenwurmlarven, Egellarven und der ausgewachsenen Egel, die man trotzdem wohl den Protonephridien der Plattwürmer und der übrigen Ringelwürmer gleichsetzen muß.

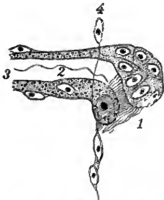


Abb. 271. Inneres Ende des Nephridiums eines jungen Ringelwurms, Rhynchelmis.
1 Trichteröffnung, 2 Geißel, 3 Nephridialkanal, 4 Scheidewand zwischen zwei Segmenten. Nach R. S. Bergh.

Bei der nahen Verwandtschaft, die zwischen Ringelwürmern und Gliederfüßlern in vielen Teilen ihres Baues zutage tritt, hat man die röhrenförmigen Exkretionsorgane, die bei vielen Gliederfüßlern an der Basis der Gliedmaßen münden, den segmentalen Exkretionsröhren der Ringelwürmer gleichgestellt. Solche Exkretionsröhren treffen wir als ein Paar Antennendrüsen mit der Ausmündung an der Basis der zweiten Antenne bei einer Reihe von Krebsen (Phyllopoden, Amphipoden, Schizopoden und Dekapoden), als sogenannte Schalendrüse, die an der Basis der zweiten Maxille mündet, bei anderen Krebsen (Phyllopoden, Cirripedien, Isopoden und Stomatopoden); als Unterlippendrüse bei Chilognathen und niedersten Insekten (Thysanuren), als Hüftdrüsen (Coxaldrüsen) an der „Hüfte" der Beine mündend bei vielen Spinnentieren und vor allem als „Segmentalorgane" bei Peripatus. Alle diese Drüsen sind innen blind geschlossen, wären also als Protonephridien aufzufassen. Das Fehlen von Wimperflammenzellen bei ihnen, das durch die stetig verminderte Bedeutung dieser Bildungen erklärbar wäre, fällt hier um so weniger auf, als nirgends im Organismus der Gliederfüßler wimpernde Epithelien oder Einzelzellen vorhanden sind.

Bei den meisten borstentragenden Ringelwürmern finden sich da, wo die Phyllodociden u. a. segmental angeordnete Protonephridien besitzen, röhrenförmige Organe, die sich mit einem bewimperten Trichter in die Leibeshöhle öffnen, denen aber eigentliche Wimperflammen fehlen. Es liegt daher die Annahme nahe, daß diese Nephridien aus Protonephridien entstanden sind; dem entspricht auch die Tatsache, daß bei den jungen Borstenwürmern die segmentalen Exkretionsröhren zunächst Protonephridien sind und dann erst die innere Öffnung bekommen, und zwar derart, daß sie in das vorhergehende Segment durchbrechen. Bei den fertigen Nephridien finden sich dann zuweilen, z. B. bei Rhynchelmis, noch Reste der Solenocyten in Gestalt einer in die Lichtung der Röhre hineinragenden langen, wellenförmig schlagenden Geißel (Abb. 271).

Auch das Wesen des Überganges vom geschlossenen Protonephridium zum offenen Nephridium wird durch folgende Überlegung klarer. Bei der Ringelwurmgattung Glycera und bei den Egeln begegnet uns ein Gebilde, das sich eng an das Protonephridium anschließt: es ist ein wimpernder Trichter, dessen Höhlung in einen sackförmigen Anhang führt; dieser Sack schmiegt sich dicht an das innere Ende des Protonephridiums, ohne mit ihm in offene Verbindung zu treten. Der Sack ist in der Regel gefüllt mit kleinen Zellen, wie sie auch in der Leibeshöhle vorkommen; wenn man einem Egel fein verteiltes Karmin injiziert, findet man nach einiger Zeit die Zellen in dem Sack mit Karminkörnchen beladen. Wir haben es hier offenbar mit Phagocyten zu tun, die sich in der Leibeshöhle mit Exkretstoffen beladen und dann durch den Wimpertrichter in dessen Anhangsack einwandern; hier geben sie entweder ihre Last ab oder sie zerfallen, und die Exkretstoffe werden durch die Wand des Sackes dem Protonephridium zugeführt und zur Ausscheidung gebracht. Es tritt also die Exkretion mittels Phagocyten in Verbindung mit dem röhrenförmigen Exkretionsorgan. Diese Verbindung gestaltet sich noch einfacher, wenn die Röhren der Protonephridien eine innere Öffnung bekommen. Es liegt uns ferne zu behaupten, daß diese durch einen Durchbruch der Exkretionsröhre in einen derartigen Nephridialsack mit Wimpertrichter entstanden sei; die Öffnung mag sich selbständig entwickelt haben; sie mag vielleicht in manchen Fällen auch dadurch zustande gekommen sein, daß der bisher gesondert nach außen mündende Ausführgang der Geschlechtsprodukte, der Genitaltrichter, sich mit dem Protonephridium verband, wie das für eine Anzahl meerbewohnender Ringelwürmer nachgewiesen ist. Die Wirkung aber wird stets die sein, daß die funktionellen Beziehungen zwischen exkretorischen Phagocyten und Nephridium dadurch vereinfacht werden. In der Tat findet man den Flimmertrichter der Nephridien beim Regenwurm fast stets angefüllt mit freibeweglichen Zellen aus der Leibeshöhle, ohne daß solche in die Röhre selbst eintreten. Mit einer solchen Mündung des Nephridiums in die Leibeshöhle werden die Wimperflammenzellen, deren Verrichtung ohnedies schon auf die Fortbewegung des Röhreninhalts und vielleicht die Filtration von Harnwasser beschränkt war, überflüssig gemacht und schwinden bis auf Reste wie bei Rhynchelmis. Die Leibeshöhlenflüssigkeit kann ja jetzt frei in das Nephridialrohr eintreten und die Fortbewegung der Stoffe in der Röhre geschieht leicht durch Verengerung der Leibeshöhle. Es sind die Ausscheidungen der Nephridien bei den Ringelwürmern noch nicht untersucht, und daher ist es ungewiß, ob sie Eiweißstoffe enthalten, wie etwa der Harn von Octopus, was ja der Fall sein müßte, wenn als Harnwasser einfach die Leibeshöhlenflüssigkeit fungierte. Es ist aber auch sehr wohl möglich, daß das Harnwasser durch die Röhrenwand abgeschieden wird und die Trichteröffnung mit der Beschaffung desselben gar nichts zu tun hat.

Auch bei den Weichtieren sind die Exkretionsorgane des fertigen Tieres Röhren, die sich mit einem Trichter in die Leibeshöhle, hier durch den Herzbeutel dargestellt, öffnen und nach mehrfachen Windungen mit ihrem andern Ende frei nach außen, d. h. in die Mantelhöhle münden; ihr mittlerer Teil ist gewöhnlich erweitert und hat eine durch Epithelfalten sehr vergrößerte Oberfläche. Bei den symmetrisch gebauten Weichtieren ist ein (bei Nautilus zwei) Paar solcher Nephridien vorhanden; die meisten Schnecken aber haben nur ein einzelnes. Durch die ganze Reihe der Weichtiere sind diese Nephridien homolog; Beziehungen zu den Nephridien anderer Gruppen sind bisher nicht nachweisbar.

Die Einzelausbildung der Exkretionsröhren ist sehr verschieden. Die Kanäle verlaufen meist im Inneren der Zellen, und zuweilen, wie bei den Egeln, gehen von ihnen

ausgedehnte Endverzweigungen in die Zellkörper hinein. Die Röhre selbst kann sich in mehrere Abschnitte sondern, die in Bau und Verrichtung verschieden sind. Bei dem Regenwurm z. B. (Abb. 272) besorgt nur der mittlere Teil der langen, mehrfache Schlingen bildenden Röhre die Exkretion; seine Zellen sind sogar imstande, nach Art von Phagocyten Fremdkörper, etwa feine Körnchen eingespritzter Farbstoffe, aufzunehmen. An der Antennendrüse der zehnfüßigen Krebse läßt sich ein blasenförmiger Endabschnitt, der Sacculus, von dem vielfach gewundenen „Labyrinth" unterscheiden; injiziert man einem Krebse eine Mischung von karminsaurem Ammon und Indigkarmin, so wird ersteres durch den Sacculus ausgeschieden, der sich dabei rot färbt, das Indigkarmin dagegen wird im Labyrinth angehäuft und abgesondert und färbt dieses blau. Schließlich scheint in einzelnen Fällen die Exkretionstätigkeit der Nephridienwand auch ganz schwinden zu können; bei den Moostierchen (Bryozoën) soll nach Cori die gesamte Exkretion durch Phagocyten besorgt werden, und die Nephridien würden nur die Pforten bilden, durch die jene Zellen aus dem Körper auswandern.

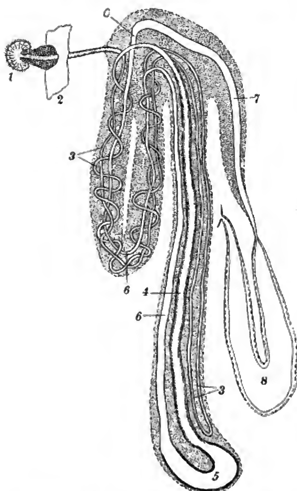


Abb. 272. Nephridium eines Regenwurms, schematisch.
1 Wimpertrichter, 2 Stück des Septums, 3—8 die verschieden gebauten und wahrscheinlich auch verschieden funktionierenden Abschnitte des Nephridialkanals (Schleifenkanal 3, Wimperkanal 4, Ampulle 5, Drüsenkanal 6, Stäbchenkanal 7, Endblase 8). Nach Maziarski.

Eine eingehendere Betrachtung verlangen die Exkretionsorgane des Amphioxus und der Wirbeltiere. Sie zeigen bei den niederen Formen eine überraschende Ähnlichkeit mit denen der Borstenwürmer, erleiden dann aber im weiteren Verlauf der Stammesentwicklung eine Reihe von Umbildungen und werden dadurch aus ursprünglich segmental angeordneten, über den ganzen Körper verteilten Einzelorganen schließlich zu örtlich beschränkten kompakten Gebilden; diese Wandlung zu verfolgen gehört zu den fesselndsten, wenn auch schwierigsten Aufgaben der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.

Die Exkretionsorgane des Amphioxus überraschen durch ihre Ähnlichkeit mit den Protonephridien gewisser Borstenwürmer, der Phyllodociden; es sind Röhren, die an ihrem inneren Ende leicht verzweigt sind und an den Spitzen dieser Zweige einen dichten Besatz von Solenocyten tragen. Sie liegen in Abschnitten der Leibeshöhle, die zu beiden Seiten der Chorda dorsal vom Peribranchialraum sich hinziehen und sich eine Strecke weit in die Seitenwand dieses Raumes hineinsenken; sie münden einerseits in den Peribranchialraum aus, andrerseits öffnen sie sich auch frei in die Leibeshöhle und sind dadurch von den Protonephridien der Phyllodociden unterschieden. In dem Abschnitt der Leibeshöhlenwand, der von diesen Nephridien gegen die Chorda zu liegt, bilden die Blutgefäße in der Nachbarschaft der Nephridien ein dichtes Kapillarnetz, einen Glomerulus, wie man das bei den Wirbeltieren nennt, das zu den exkretorischen Funktionen des Nephridiums offenbar in Beziehung steht. Die Nephridien reichen im Körper so weit

wie die Kiemenspalten: auf je zwei der endgültigen Spalten kommt ein Nephridium. Da die Kiemenspalten ursprünglich segmental angelegt werden, so darf man wohl vermuten, daß ursprünglich auf ein Körpersegment auch nur ein Nephridium kam, und daß sie sich mit der nachträglichen Vermehrung der Kiemenspalten ebenfalls sekundär vermehrten; beim fertigen Tiere sind jederseits etwa 100 vorhanden. Die Ausmündung in den Peribranchialraum ist gleichbedeutend mit einer Mündung frei nach außen; denn dieser Raum ist ja nur ein durch Hautfalten abgekammertes Stück der Außenwelt. All das begünstigt die Annahme, daß die Nephridien des Amphioxus mit den segmentalen Exkretionsorganen der Ringelwürmer morphologisch gleichwertig sind.

Schwieriger liegen die Verhältnisse bei den Wirbeltieren. Die Niere der Amnioten (Reptilien, Vögel und Säuger) ist eine andre als die der Anamnier (Fische und Amphibien); aber bei den Embryonen der Amnioten finden wir vorübergehend ein Exkretionsorgan in Tätigkeit, das der Anamnierniere völlig entspricht, die sogenannte Urniere. Der Urniere aber geht bei allen Wirbeltieren ein drittes Exkretionsorgan voraus, die Vorniere, die nur noch bei den Schleimfischen (Myxine) zeitlebens als alleiniges Harnorgan in Tätigkeit bleibt. Wir haben also drei in der Stammes- und z. T. auch in der Einzelentwicklung einander ablösende Nierenorgane zu unterscheiden: die Vorniere (Pronephros), dauernd bei den Myxinoiden, vorübergehend bei allen übrigen Wirbeltieren, die Urniere (Mesonephros), dauernd bei den übrigen Fischen und den Amphibien, vorübergehend bei Reptilien, Vögeln und Säugern, und endlich die Nachniere (Metanephros), das bleibende Exkretionsorgan der Amnioten.

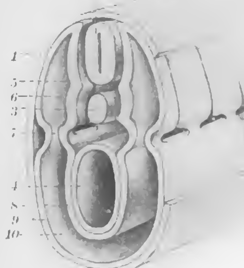


Abb. 273.
Stück von einem Wirbeltierembryo, schematisch. Rechts ist ein Stück Haut abgetragen, um die Urwirbel von der Seite sichtbar zu machen.
1 Epidermis, 2 Rückenmarksrohr, 3 Chorda, 4 Darm, 5 Muskelplatte des „Urwirbels“ oder Myotoms, 6 Hohlraum des Myotoms = Myocoel, 7 Nephrotom, 8 viscerales und 9 parietales Blatt des Mesoderms der Seitenplatten, 10 Leibeshöhle = Coelom

Die Vorniere besteht aus zwei Reihen segmental angeordneter kurzer und kaum gewundener Röhrchen, der Harnkanälchen; sie münden zu beiden Seiten der Wirbelsäule jedes mit einem Wimpertrichter in die Leibeshöhle und sind auf der andren Seite mit einem Paar Sammelgängen, den Vornierengängen, verbunden, die den Körper durchziehen und sich bei den Fischen mit Ausnahme der Selachier und Lurchfische hinter dem After nach außen öffnen, bei den Selachiern, Lurchfischen, Amphibien, Sauropsiden und den Kloakentieren unter den Säugern in den Endabschnitt des Darms, die Kloake, münden. Die Vornierenkanälchen entstehen aus dem sogenannten Ursegmentstiel (Nephrotom, Abb. 273, 7), d. h. dem Abschnitt des mittleren Keimblatts, der die dorsalen segmentierten Portionen desselben, die Ursegmente, mit dem ventralen unsegmentierten Teile verbindet, der die sekundäre Leibeshöhle einschließt; die Mündung des Stiels in die Leibeshöhle wird dabei zum Trichter des Vornierenkanälchens. Dem Wimpertrichter gegenüber liegt in der Leibeshöhlenwand ein dichtes Blutkapillarnetz, ein Glomerulus (Abb. 274, links); dazu kann noch ein ähnlicher Glomerulus in einer kammerartigen seitlichen Erweiterung des Vornierenkanälchens, der sogenannten **Bowman**schen Kapsel,

kommen; man bezeichnet ihn als inneren Glomerulus im Gegensatz zu jenem, dem äußeren Glomerulus oder Glomus. Nur bei den Myxinoiden erstreckt sich dieses Organ durch die ganze Leibeshöhle; bei den übrigen Wirbeltieren ist die Anlage der Drüsenkanälchen der Vorniere auf wenige vordere Körpersegmente beschränkt, bei den Selachiern z. B. auf das 3.—5., bei einer Blindwühle (Hypogeophis) auf das 4.—15.; beim Neunauge nimmt sie 6, bei den Schmelzschuppern 2—3, bei den Knochenfischen sogar nur ein Segment ein. Der Vornierengang aber, der im vordersten Abschnitt durch Verschmelzen der Enden der Vornierenkanälchen entsteht, bildet sich auch noch in den folgenden Segmenten, wo die Kanälchen fehlen, aus segmentalen Strecken, um sich weiter hinten, ohne daß man eine scharfe Grenze bestimmen könnte, zusammenhängend vom Mutterboden loszulösen. Darauf gründet sich die Annahme, daß man in der weiteren Anlage des Vornierenganges eine abgekürzte Entwicklung der Vorniere sehen darf, wobei die Ausbildung der Kanälchen unterdrückt ist.

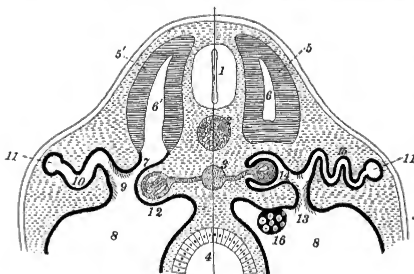


Abb. 274.
Vorniere (links) und Urniere (rechts) eines Wirbeltierembryo, Schema. Die linke Hälfte der Zeichnung stellt ein weiter kopfwärts gelegenes Querschnittsbild dar. 1 Rückenmark, 2 Chorda, 3 Körperschlagader (Aorta), 4 Darm, 5 Muskelsegment (Myotom) mit seinem Hohlraum, dem Myocoel 6, links steht das Myocoel 6' mit der Leibeshöhle 8 in offener Verbindung durch das Nephrotom 7, 9 Vornierentrichter, 10 Vornierenkanälchen, 11 Vornierengang, 12 Glomus, 13 Urnierentrichter, 14 Urnierenkörperchen mit Glomerulus, 15 Urnierengang, 16 Keimdrüse. In Anlehnung an Wiedersheim.

Die Urniere besteht in ähnlicher Weise aus Kanälchen, die dem gleichen Mutterboden entstammen wie die Vornierenkanälchen; sie können sich auch mit einem Trichter in die Leibeshöhle öffnen, bei den Embryonen der Amnioten fehlt ein solcher. Einen äußeren Glomerulus haben sie niemals, stets aber einen inneren (Abb. 274, rechts). Sie entstehen erst nach Ausbildung des Harnleiters und verbinden sich sekundär mit ihm. Die Urnierenkanälchen übertreffen die der Vorniere an Höhe der Entfaltung, sie sind stets mehr oder weniger gewunden und kommen in größerer Zahl vor (Abb. 275); dabei wird nur in seltenen Fällen eine segmentale Anordnung gewahrt, wie bei den Selachiern, wo eine gewisse Zahl von Kanälchen zu segmentalen Gruppen vereinigt gemeinsam in den Harnleiter einmündet. Häufig ist zwischen dem hintersten Vornierenkanälchen und dem vordersten Urnierenkanälchen eine Lücke von einigen Segmenten; bei anderen Formen dagegen sollen Urnierenkanälchen in Segmenten vorkommen, die auch ein Vornierenkanälchen enthalten. Sie sind daher nicht als umgebildete Vornierenkanälchen aufzufassen, sondern als eine zweite Generation Harnkanälchen, die entsprechend den vermehrten Ansprüchen an die Exkretion leistungsfähiger und zahlreicher sind. Die Öffnung in die Leibeshöhle, die bei den Vornierenkanälchen regelmäßig vorhanden ist, fehlt in vielen Fällen; sie ist ein Erbstück von Ahnen, deren Leibeshöhle mit Flüssigkeit erfüllt war; bei den Wirbeltieren hat diese Einrichtung ihre Bedeutung im Dienste des Harnorgans ganz verloren und kann daher rückgebildet werden. — Wenn auch die Urniere ihrer Anlage nach weit nach vorne reicht, so werden bei den ausgebildeten Tieren die

vorderen Abschnitte meist zurückgebildet, so daß sie sich auf die mittleren und hinteren Teile der Leibeshöhle beschränkt.

Die Nachniere der Amnioten leitet sich direkt von ihrer Urniere ab (Abb. 276). Aus dem Vornierengang sproßt nahe seiner Mündung ein seitlicher Kanal, der von einer Gewebsmasse umgeben ist, die dem Mutterboden der Urniere entstammt. Indem dieser Sproß weiter wächst, wird er zum Harnleiter der Nachniere, zum Ureter. Aus seinem blinden Ende entspringen Ästchen, aus denen sich die Sammelröhrchen der bleibenden Niere entwickeln. Die Harnkanälchen jedoch und die Bowmanschen Kapseln mit den Glomeruli entstehen aus dem den Harnleiter umgebenden Bildungsgewebe und münden erst sekundär in die Sammelröhrchen ein. Eine Verbindung der Harnkanälchen mit der Leibeshöhle kommt nicht vor. Die Bildung einer Nachniere ist schon bei manchen Anamniern vorbereitet; bei den Blindwühlen entstehen in dem hinteren Abschnitt der Urniere Ausstülpungen des Vornierenganges, mit denen sich nachgebildete Urnierenkanälchen in Verbindung setzen. Die Nachniere der Amnioten ist eine Bildung gleicher Art, die aber nur von einer einzigen solchen Ausstülpung am Ende des Vornierenganges ausgeht und eine so hohe Entwicklung erfährt, daß sie die ganze Urniere ersetzt.

Bei dem Ersatz der Vorniere durch die Urniere und bei dem der Urniere durch die Nachniere drängt sich das anfangs über die ganze Länge des Körpers verteilte Exkretionsorgan mehr und mehr in den hinteren Abschnitt der Leibeshöhle zusammen und wird schließlich zur kompakten Nachniere. Die Verteilung der Vorniere über den ganzen Körper mag mit ursprünglicher Kammerung der Leibeshöhle beim Wirbeltierahnen zusammenhängen, wie sie ja in der Entwicklung von Amphioxus noch vorübergehend auftritt; nach Fortfall dieser Kammerung ist eine Konzentration des Exkretionsorgans möglich, und die teilweise Entfernung der Harnkanälchen von den Bildungsstellen der Exkrete kann ohne Schädigung ihrer Funktion geschehen, da das lebhaft zirkulierende Blut den Transport der Exkretstoffe zu den Ausscheidungsstellen übernimmt. Die Verbindung der Harnkanälchen mit der Leibeshöhle, die für die Exkretion bei den Wirbeltieren bedeutungslos ist, bleibt von Wichtigkeit für eine Nebenfunktion der Vorniere, die Ausführung der weiblichen Geschlechtsprodukte: aus den Öffnungen der Vorniere entwickelt sich der Trichter des Eileiters. Auch beim männlichen Geschlechte treten Nierenkanälchen, und zwar solche der Urniere, mit dem Hoden in Verbindung, und das Organ übernimmt die Ausleitung des Samens bei den Anamniern als Nebenfunktion, bei den Amnioten bleibt ihm dies als einzige Verrichtung. Näheres darüber erfahren wir bei der Besprechung der Geschlechtsorgane.



Abb. 275. Vorniere (mit vier Trichtern) und Urniere einer Larve des Neunauges (Petromyzon). Die Glomeruli der Urniere sind als dunkle Punkte erkennbar. Nach Wheeler.

Es liegt nahe, die Vorniere mit den segmentalen Nephridien der Ringelwürmer und denen des Amphioxus zu vergleichen, nur daß die äußere Ausmündung der einzelnen Röhren geschwunden und dafür ein Paar gemeinsamer Sammelgänge aufgetreten wäre; Beispiele solcher Sammelgänge kommen auch bei Meeresringelwürmern (Lanice, Loimia) vor. Eine große Schwierigkeit für einen solchen Vergleich erwächst aber daraus, daß die verglichenen Organe von

verschiedenen Keimblättern stammen: die Nephridien der Ringelwürmer entwickeln sich aus dem äußeren Keimblatt, die Harnkanälchen der Wirbeltiere aber stammen aus dem mittleren Keimblatt. Diesem Unterschied mißt man, vielleicht mit Recht, einen großen Wert bei. Manche glauben daher die Vornierenkanälchen eher mit den ebenfalls segmental angeordneten Geschlechtsausführgängen der Ringelwürmer, die aus dem Mesoderm stammen, vergleichen zu dürfen; dann wäre die exkretorische Funktion sekundär erworben und die Tätigkeit der Vor- und z. T. auch der Urniere bei Ausführung der Geschlechtsprodukte wäre ererbt. Jedenfalls ist die Frage noch nicht spruchreif.

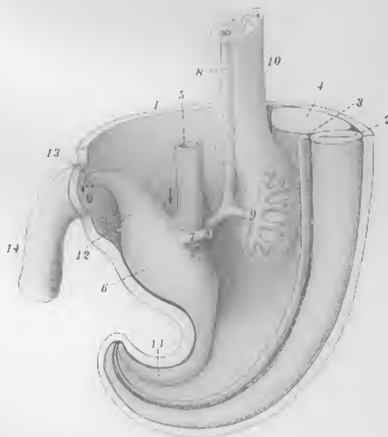


Abb. 276. Hinterende eines Saugerembryos, halbiert, die Entwicklung der Nachniere zeigend. Schema.

1 Leibeshöhlenwand, 2 Rückenmark, 3 Chorda, 4 Muskelmasse, 5 Darm, 6 Kloake (bricht erst später nach außen durch), 7 Einmündung des linken Urnierenganges, der abgeschnitten ist, 8 rechter Urnierengang, 9 der davon abgezweigte Harnleiter der Nachniere, 10 Urnierengewebe das auch 9 umgibt und die Harnkanälchen der Nachniere liefert, 11 Schwanzdarm (später verödend), 12 Harnblase, innerer Teil der Allantois, die sich bei 13 in den Nabelstrang 14 fortsetzt, die Strecke 13 wird zum Urachus.

In Anlehnung an Keibel

Die Aufeinanderfolge zweier oder dreier verschieden ausgebildeter Harnsysteme bei den Wirbeltieren würde nicht erklärlich sein, wenn nicht jedes folgende den gesteigerten Ansprüchen des weiter entwickelten Körpers besser genügen würde. Vergleicht man bei einer Tritonlarve etwa Vorniere und Urniere beim gleichen Individuum, so erscheint ein Glomerulus der Vorniere ungefähr doppelt so groß als ein solcher der Urniere und der Durchmesser eines Vornierenkanälchens ist etwa um $\frac{1}{3}$ weiter als der eines Urnierenkanälchens, und wenn man dort, wo Urniere und Nachniere nebeneinander vorkommen, z. B. bei einem Säugerembryo, deren Teile vergleicht, so findet man eine ähnliche Abnahme der Ausmaße. Nun ist ja zweifellos ein größerer Glomerulus und ein weiteres Nierenkanälchen leistungsfähiger als ein kleinerer Glomerulus und ein gleich langes engeres Kanälchen; denn sie haben eine größere sezernierende Oberfläche. Aber zwei kleinere Glomeruli, zu denen nicht mehr Substanz verbraucht wird als zu einem größeren, übertreffen diesen an Oberfläche und damit an Leistungsfähigkeit, und zwei engere Kanälchen, bei denen die Summe der Querschnitte dem des weiteren gleich ist, haben zusammen eine größere sowohl aufnehmende als ausscheidende Oberfläche als letzteres und sind ihm daher in der Leistung überlegen. So wird die Funktionsfähigkeit gesteigert, indem bei der Urniere mit der gleichen Masse von Bildungsmaterial eine größere Wirkung erreicht wird als bei der Vorniere, und bei der Nachniere eine größere als bei der Urniere. Dazu kommt die größere Zahl und Länge der Kanälchen; bei einem Haifischembryo (Acanthias) von 9 cm Länge z. B. finden sich in jedem Segment, in dem die Urniere

vorhanden ist, jederseits 6 Urnierenkanälchen, während bei der Vorniere stets nur 1 Paar Kanälchen auf ein Körpersegment kommt. Ganz außerordentlich ist die Zahl der Kanälchen in der Nachniere gesteigert, so daß diese unter äußerster Beschränkung des Zwischengewebes fast nur aus Harnkanälchen und Blutgefäßen besteht. Die Zahl der Glomeruli in der Nachniere der Katze wird auf etwa 16000 geschätzt. So bedeutet also stets der Übergang von einem Nierensystem zum andern zugleich eine Steigerung der Gesamtleistung.

Ein solcher Übergang geschieht aber nicht plötzlich. Während die Vorniere noch in voller Leistungsfähigkeit ist, entsteht schon die Urniere, und erst wenn diese reichlich den Bedürfnissen des Tieres genügt, kann jene rückgebildet werden, und ebenso geht der Ersatz der Urniere durch die Nachniere vor sich. Anfangs nur ein Hilfsorgan, wird die nachfolgende Niere schließlich der Ersatz für ihre Vorgängerin.

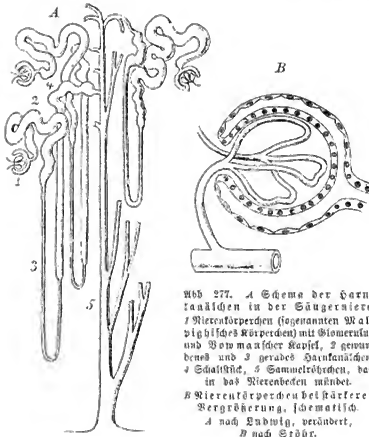


Abb 277. *A* Schema der Harnkanälchen in der Säugerniere. *1* Nierenkörperchen (sogenannten Malpighisches Körperchen) mit Glomerulus und Bowmanscher Kapsel, *2* gewundenes und *3* gerades Harnkanälchen, *4* Schaltstück, *5* Sammelröhrchen, das in das Nierenbecken mündet. *B* Nierenkörperchen bei stärkerer Vergrößerung, schematisch. *A* nach Ludwig, verändert, *B* nach Stöhr.

Die Funktionsweise der Wirbeltiernieren ist für die Nachniere der Säuger genauer untersucht (Abb. 277). Hier schließt sich an die Bowmansche Kapsel, die den Glomerulus umgibt, zunächst das gewundene Harnkanälchen (Tubulus contortus), und dieses setzt sich in das schlingenförmig zurücklaufende gerade Harnkanälchen (Tub. rectus) fort, das durch ein Schaltstück in ein Sammelröhrchen einmündet. Letztere ergießen sich in den erweiterten Endteil des Harnleiters, das Nierenbecken. Die eigentlichen Harnbestandteile werden durch die Zellen des gewundenen Kanälchens aus dem Blute aufgenommen und ausgeschieden; dabei wirkt das vom Glomerulus abgesonderte, aus der Bowmanschen Kapsel herabsickernde Harnwasser mit, indem es die abgegebenen Lösungen der Harnsalze beständig verdünnt und wegspült und damit die Bedingungen schafft für die Fortdauer des Diffusionsstromes aus den sezernierenden Zellen in das Harnkanälchen hinein. Das durch die Glomeruluswand tretende Wasser muß denselben Kochsalzgehalt haben wie das Blut, nämlich 0,5 %; im Harn ist jedoch 1 % Kochsalz enthalten; es wird also dem Harn wieder Wasser entzogen, und zwar mindestens die Hälfte, vielleicht mehr, da ja vielleicht auch ein Teil des Kochsalzes wieder resorbiert wird. Wahrscheinlich geschieht diese Aufsaugung in den geraden Kanälchen. Die Absonderung des Harnwassers wird durch erhöhten Blutdruck vermehrt; aber sie beruht nicht lediglich auf einer Filtration durch die Gefäßwände des Glomerulus, sondern ist außerdem von anderen, noch ungenügend bekannten Verhältnissen abhängig. Die Sammelröhrchen münden auf kegelförmigen Vorsprüngen in das Nierenbecken, so daß bei gefülltem Becken durch den Druck

der Flüssigkeit ihre Mündungen verschlossen und ein Rückstauen des Harns in sie hinein verhindert wird (Abb. 278).

Fast überall, wo von der Wirbeltierniere flüssiger Harn ausgeschieden wird, kommt es zur Bildung einer Sammelblase, der Harnblase. Bei den meisten Fischen ist eine solche vorhanden; sie entsteht als Erweiterung der verschmolzenen Enden der Harnleiter und mündet bei den Selachiern in den Enddarm, der damit zur Kloake wird, bei den übrigen Fischen hinter dem After nach außen. Bei den Amphibien wird eine Harnblase durch Ausstülpung der ventralen Kloakenwand gegenüber der Einmündung der Harnleiter gebildet; eine solche Einrichtung wiederholt sich bei allen höheren Wirbeltieren und ist schon im embryonalen Leben derselben von hervorragender Wichtigkeit. Dieser Harnsack oder die Allantois der Embryonen, die nichts ist als eine Ausstülpung des Enddarms, füllt sich bei den Embryonen der Sauropsiden mit dem Harn, der durch die Urniere ausgeschieden wird; in ihrem Inhalt lassen sich harnsaures Ammoniak und Natron, Harnstoff und Salze nachweisen; sie wächst aus der noch nicht geschlossenen Leibeshöhle weit heraus und legt sich der Eiwand an (Abb. 45, S. 85). Ihre Wandung ist reichlich von Blutgefäßen durchzogen, deren Blut durch die poröse Eischale hindurch Kohlensäure nach außen abgibt und Sauerstoff aufnimmt; daher bildet die Allantois in der zweiten Hälfte des Embryonallebens zugleich das Hauptatemorgan des Embryos der Sauropsiden. Bei den Säugerembryonen findet durch die nachbarliche Berührung des Blutes der Frucht mit dem mütterlichen Blute in dem Mutterkuchen oder der Placenta ein Stoffaustausch zwischen beiden statt und dabei werden die Exkretstoffe des ersteren an das letztere abgegeben. Die Allantois wird hier ebenfalls gebildet. Ihre ursprüngliche Funktion aber als Harnsack hat sie nur in beschränktem Maße beibehalten; sie besitzt nur eine geringe Höhlung; im übrigen bildet sie als embryonaler Anteil an der Placenta das Ernährungs-, Atmungs- und Exkretionsorgan des Embryo. Soweit sie außerhalb des Embryokörpers liegt, hat sie nur in erster Zeit eine Höhlung; später finden sich im Nabelstrang nur noch unbedeutende Spuren davon. Beim jungen Tiere wird dann nicht die ganze, sondern nur der der Kloake benachbarte Abschnitt der Allantois zur Harnblase (Abb. 276). Bei den Vögeln aber und bei den Krokodilen, Schlangen und manchen Sauriern wird der Harnsack ganz zurückgebildet, so daß dem erwachsenen Tiere eine Harnblase fehlt und der Harn sich in der Kloake ansammelt; in diesen Fällen aber ist der Harn nicht flüssig, sondern bildet eine weiße kristallinische Masse, die z. B. bei den Schlangen fast ganz aus Harnsäure besteht. Das bei der Exkretion mit abgeschiedene Wasser wird hier offenbar in der Niere wieder vollständig aufgesaugt, wodurch eine große Menge Wasser erspart und das Wasserbedürfnis des Tieres entsprechend vermindert wird. — Bei den Säugern ist die Mündung der Harnleiter von der embryonalen Kloake auf den Anfangsteil der Allantois übergetreten und führt so beim geburtsreifen Tier direkt in die Harnblase (Abb. 276). Die Ausmündung der Harnblase ist zusammen mit der Ausmündung des

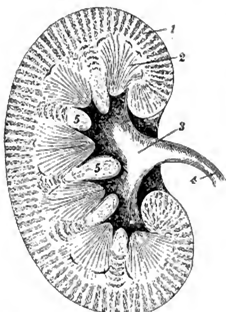


Abb. 278. Menschliche Niere längs durchschnitten.

1 Rinde, 2 Mark, zu Papillen erhoben, 3 Nierenbecken, 4 Harnleiter, 5 Fettanhäufungen.

Geschlechtsapparats bei den Säugern mit Ausnahme der Kloakentiere vom Enddarm abgetrennt und mündet gesondert vor dem After. Die Harnblase bleibt zeitlebens durch einen bindegewebigen Strang, gleichsam den Schrumpfungsrest eines Allantoisabschnittes, mit dem Nabel als der Verschlußstelle der Leibeshöhle verbunden.

Während bei vielen Gliederfüßlern die Exkretionsorgane an der Basis der Gliedmaßen münden und sich mit Protonephridien vergleichen lassen, besitzen die Insekten keine derartigen Organe. Bei ihnen münden dünne schlauchförmige Exkretionsorgane, die sogenannten Malpighischen Schläuche, am Beginn des Enddarms in diesen ein. Außer den Insekten kommen solche auch den Tausendfüßern und manchen Spinnentieren zu. Ihre Zahl wechselt bei verwandten Formen meist nur in engen Grenzen, ist jedoch nach den verschiedenen Gruppen außerordentlich schwankend: es können nur zwei vorhanden sein, andererseits aber bis 150. Wenn die Zahl der Schläuche groß ist, so sind die einzelnen kurz; sind sie aber in geringerer Anzahl da, so ist ihre Länge ziemlich bedeutend. Gewöhnlich sind die Schläuche unverästelt; zuweilen aber, bei manchen Schmetterlingen, Fliegen, den Spinnen und Skorpionen, verzweigen sie sich etwas. Bei manchen Insekten finden wir zweierlei Malpighische Schläuche, die nach ihrer weißen und gelben Färbung und wahrscheinlich auch nach ihrer Funktion verschieden sind. Die Zellen der Schlauchwandung haben meist eine ziemlich ansehnliche Größe und besitzen oft einen vielfach verästelten Kern (vgl. oben S. 30). Der Inhalt der Schläuche besteht aus runden Körnern von harnsaurem Natron und harnsaurem Ammoniak, daneben finden sich oxalsaurer Kalk und andere Exkretstoffe; die Stoffe werden in den Enddarm entleert.

Neben röhrenförmigen Exkretionsorganen, wie es die Protonephridien, Nephridien und Malpighischen Schläuche sind, können sich auch noch andere Organe an der Exkretion beteiligen. Am häufigsten sind es gewisse Teile der Darmoberfläche, die in den Dienst der Ausscheidung treten. So ist für die sogenannten gelben Zellen des Darmepithels bei den Regenwürmern und ihren Verwandten, für bestimmte Zellformen in den Mitteldarmsäcken, der sogenannten Leber, der Schnecken und der höheren Krebse und für das Epithel der Magenblindsäcke bei Afterskorpionen und Laufmilben eine exkretorische Funktion durch Versuche nachgewiesen. Auch die äußere Körperoberfläche mag sich hie und da an der Exkretion beteiligen. Jedenfalls wissen wir, daß bei den Säugern das Sekret der Schweißdrüsen, die ja Einstülpungen der Epidermis sind, etwas Harnstoff und Spuren von Harnsäure enthält; bei reichlicher Schweißabsonderung findet man die Harnstoffmenge im Harn vermindert.

Als Exkretionsorgane im engeren Sinne können wir nur solche ansehen, durch deren Tätigkeit die Abfallstoffe aus dem Körper herausgeschafft werden. Daneben aber finden sich häufig Organe, die zeitweise oder dauernd Stoffwechselprodukte in sich anhäufen und damit der schädlichen Wirkung vorbeugen, die durch Anwesenheit dieser Stoffe im Getriebe des Organismus hervorgebracht würde. Man könnte diese Hilfseinrichtungen sekundäre Exkretionsorgane nennen. Sie sammeln und verwandeln bisweilen Exkretstoffe, die dann an anderer Stelle zur Ausscheidung kommen. Solche Gebilde sind z. B. die grünlichbraunen sogenannten Chloragogenzellen, die beim Regenwurm und vielen anderen Borstenwürmern auf den Wänden des den Darm überziehenden Blutgefäßnetzes und der mit ihm zunächst verbundenen Gefäße stehen; sie nehmen aus dem Blute Stoffwechselprodukte

auf und speichern sie als gelbe, halbflüssige Kügelchen; ob diese dann durch die Nephridien zur Ausscheidung kommen, ist nicht sicher festgestellt. Bei den zehnfüßigen Krebsen werden zu den Seiten der Kiemen Gewebstreifen beschrieben, in denen Farbstoffe, die experimentell in die Leibeshöhle gebracht werden, sich anhäufen, um dann allmählich durch die Antennendrüsen entfernt zu werden. Im Dienste der Exkretion stehen in gleicher Weise die sogenannten Perikardialzellen der Insekten und entsprechende Zellen bei anderen Gliederfüßlern, die gemeinsam als Nephrocyten bezeichnet werden und in verschiedenen Körperteilen verbreitet sein können; bei den Insekten überziehen sie die Wände des Herzens und die sogenannten Flügelmuskeln desselben in zusammenhängender Lage. Man kann zu den sekundären Exkretionsorganen auch mit vollem Rechte die Leber der Wirbeltiere zählen, die dem Blute die in den Geweben gebildeten Stoffwechselprodukte entzieht und daraus diejenigen Stoffe bildet, die dann in der Niere zur Ausscheidung kommen. Auch die Phagocyten sind hier noch zu nennen; wir erwähnten ihre Beteiligung an der Exkretion schon bei den Echinodermen und Würmern, aber auch bei vielen anderen Tieren, insbesondere auch bei den Gliederfüßlern, spielen sie eine wichtige Rolle als exkretorische Hilfsorgane.

Während wir es in diesen Fällen nur gleichsam mit Durchgangsstationen für die Exkretstoffe zu tun hatten, gibt es bei einigen Tieren auch Organe, die solche Stoffe in sich aufspeichern und ständig festhalten, ohne sie zu entleeren; man bezeichnet sie als „Speichernieren". Solche finden sich bei manchen Schnecken: Cyclostoma elegans Drap. besitzt ein derartiges Organ, das sich zwischen den Darmwindungen hinzieht und durch die in ihm aufgespeicherten Harnsäurekonkremente eine kreidigweiße Farbe hat; in der Niere selbst ist hier keine Harnsäure nachweisbar, die sonst in der Niere der Vorderkiemer reichlich vorhanden ist. Eine ähnliche Bedeutung haben zwei auffallende drüsenartige Stränge an der Flossenwurzel der freischwimmenden Carinaria, und auch bei der Meeresnacktschnecke Pleurobranchus ist ein entsprechendes Organ gefunden. — Reichliche Massen von Harnsäure finden sich als Natriumsalz in gewissen Zellen des Fettkörpers bei den Insekten und den chilognathen Tausendfüßern aufgespeichert und bleiben dort für das ganze Leben des Individuums. Auch von den Ascidien sind Speichernieren bekannt, bei Phallusia als kleine, mit Harnkonkrementen gefüllte Bläschen zu beiden Seiten des Kiemensacks, bei Molgula als ein großer Harnsack auf der rechten Seite neben dem Herzen. Bei anderen sind die mit Exkretkörnern beladenen Zellen im Körper zerstreut.

Eine besondere biologische Bedeutung erhalten die aufgespeicherten Exkrete, wenn sie in Gestalt gefärbter Körperchen nahe der Körperoberfläche abgelagert werden und so die Färbung des Tieres mitbedingen. Farbige Exkretstoffe sind mehrfach bekannt; sie finden sich z. B. in den Darmzellen bei Ringelwürmern und Krebsen oder werden vom Baumweißling (Aporia crataegi L.) als rote flüssige Massen kurz nach dem Ausschlüpfen aus der Puppe entleert. Als Körperpigment dienen solche Exkrete vielfach bei den Egeln, und das Pigment des Spritzwurms (Sipunculus nudus L.) besteht vorwiegend aus Harnsäure. Auch die Flügelpigmente mancher Schmetterlinge, besonders der Weißlinge, sind reich an harnsauren Salzen. Vor allem aber begegnet uns bei den niederen Wirbeltieren, den Fischen, Amphibien und Reptilien, häufig Guanin als farbgebender Stoff in Gestalt von glänzenden irisierenden Kristallen oder von amorphen kreideartigen Massen, die sich besonders im Unterhautbindegewebe finden. Die Fische verdanken diesem Stoff den Silberglanz der Haut; er ist bei ihnen aber auch im Bauchfell, in der Schwimmblase und im Tapetum des Auges abgelagert. Das Guanin, das sich im Kote des

Fischreihers und vieler Seevögel (daher auch im Guano) findet, geht auf diese Quelle zurück; in den Exkrementen von Hühnern und Gänsen hat man diesen Stoff nicht nachweisen können. Dieser Silberglanz wird aus den Schuppen unserer Alburnus-Arten (Ukelei u. a.) durch Auswaschen gewonnen und als „Perlenessenz" bei Herstellung künstlicher Perlen verwendet.

D. Die Körperflüssigkeit.

1. Allgemeines über die Körperflüssigkeit.

Der Gesamtstoffwechsel eines vielzelligen Organismus ist die Summe der Stoffwechselvorgänge aller Zellen, die ihn zusammensetzen. Je nach ihrer Lage im Körper befinden sich aber die Zellen unter sehr verschiedenen Bedingungen. Die an die äußere Körperoberfläche grenzenden Zellen sind für die Sauerstoffaufnahme, die Zellen des Darmepithels für die Ernährung und beide für die Exkretion mehr begünstigt als die tiefer im Körper gelegenen Zellen; die einen kommen mit Sauerstoff, die anderen mit Nahrung direkt in Berührung, und ihre Exkrete können sie unmittelbar nach außen entleeren. All dies trifft nicht in gleichem Maße zu für die tiefer gelegenen Zellen des Körpers. Ihnen steht Nahrung und Sauerstoff nur mittelbar zu Gebote, und ihre Exkrete gelangen auch nur mittelbar aus dem Körper heraus. Da aber auch ihr Stoffwechsel, entsprechend ihren Leistungen für die Gesamtheit des Körpers, oft bedeutend ist, so muß eine Leitung von den direkt aufnehmenden und ausgebenden Zellen zu ihnen gehen; es wird ihnen Nahrung und Sauerstoff zugeführt, und ihre Exkretstoffe werden fortgeschafft. Diese Leitung geht nur in den einfachsten Fällen von Zelle zu Zelle; meist wird die Vermittlung von einer Flüssigkeit übernommen, die den Körper durchdringt und die einzelnen Organe, Organteile und Zellen umspült. Wir nennen sie Körperflüssigkeit oder Körpersaft; alles, was als Blut, Lymphe oder Leibeshöhlenflüssigkeit bezeichnet wird, ist unter diesem allgemeinen Namen inbegriffen. Diese Flüssigkeit übernimmt von den atmenden Zellen Sauerstoff, von den Darmzellen Nährstoffe, macht sie zum Allgemeinbesitz des Körpers und führt sie den minderbegünstigten Zellen zu, ebenso wie sie die Stoffwechselprodukte von diesen wegleitet. Der Körpersaft bildet das innere Medium, in dem die Elemente des Körpers leben: gegen die äußere Umgebung, gegen Wasser, Erde, Luft, schließt sich das Protoplasma mehr oder weniger ab; das Leben mit seinen Äußerungen spielt sich in der Hauptsache im inneren Medium ab, mag das Tier als Fisch im Wasser schwimmen, als Wurm in der Erde bohren oder als Vogel die Luft durcheilen.

Eine derartige Vermittlerrolle des Körpersaftes ist natürlich nur in sehr beschränktem Maße bei solchen vielzelligen Tieren erforderlich, deren gesamter Zellbestand an der Begrenzung der Oberfläche, teils der äußeren, teils der Darmoberfläche teilnimmt. Bei den Coelenteraten mit ihren zwei Keimblättern (Abb. 18, S. 46) sind für Atmung und Exkretion fast alle Zellen unter gleichen Bedingungen; ohne unmittelbaren Zusammenhang mit der Oberfläche sind nur die verhältnismäßig wenigen Zellen, die bei manchen Formen in der stützenden Gallerte liegen; diese werden aber, bei dem geringen Betrag ihrer Leistungen, auch nur einen geringen Stoffwechsel haben. Wir finden demnach weder die Atmung noch die Exkretion in besonderen Organen lokalisiert. Bei der Ernährung freilich ist auch hier schon eine Arbeitsteilung vorhanden. Die an der äußeren Oberfläche gelegenen und die inneren Zellen sind Kostgänger der Darmzellen, von denen offenbar

durch die wässerige Gallerte der Stützlamelle ein Diffusionsstrom von Nährmaterial zu ihnen geht. Speziell an solchen Stellen, wo das Ektoderm größere Leistungen zu vollbringen hat, wie an der Schirmunterseite der Quallen, an der Mundscheibe und den Tentakeln der Seerosen, ist die Gallertschicht zwischen ihm und dem Entoderm dünner als an andern Körperstellen, die Zuleitung von Stoffen daher leichter.

Wichtiger wird die Vermittlerrolle des Körpersaftes dort, wo der Leib sich nicht bloß aus zwei Keimblättern aufbaut, sondern sich zwischen Ekto- und Entoderm eine reichliche und für das Leben des Organismus wichtige Zellmasse, das Mesoderm, einschiebt. Hier sind die Gewebslücken und Körperhohlräume mit Flüssigkeit erfüllt; diese erleichtert die Verschiebbarkeit der Organe und ihrer Teile gegeneinander und bildet den Vermittler beim Stoffwechsel. Bei den niedrigsten Formen mit solchem Bau, den meisten Plattwürmern, sind es nur enge und engste interstitielle Spalt- und Lückenräume ohne bestimmte Anordnung, die der Körpersaft einnimmt. Eine Bewegung desselben durch diese Räume findet zumeist nicht statt; aber da der Körper flach, der Darm weit verästelt und auch das System der Protonephridien durch den ganzen Leib verbreitet ist, sind die inneren Zellen nirgends weit von den Stellen der Sauerstoff- und Nahrungsaufnahme und der Exkretion entfernt, so daß Diffusionsströmungen im Körpersaft für den Transport der verschiedenen Stoffe völlig ausreichen. Bei höherstehenden Plattwürmern aber, den Schnurwürmern (Nemertinen) bildet sich ein System bestimmter zusammenhängender Bahnen und Räume aus, die von Körperflüssigkeit erfüllt sind und von wo aus diese zu den Geweben dringt; vielleicht sind diese Saftbahnen durch Vereinigung ursprünglich getrennter Spalträume entstanden. Weit geräumiger aber werden die Binnenräume des Körpers dort, wo eine sogenannte sekundäre Leibeshöhle, ein Coelom auftritt. Unter diesem Namen versteht man paarige, zunächst mit Flüssigkeit erfüllte Räume, die in einem Paar (z. B. bei den Weichtieren) oder in zahlreichen Paaren hintereinander (z. B. bei den Ringelwürmern) zwischen Darm- und Körperwand auftreten und das Körperparenchym verdrängen. Die wahrscheinlichste Annahme, daß es Erweiterungen der Hohlräume der Gonaden (Eierstöcke und Hoden) sind, haben wir schon oben (S. 99) besprochen. Wo die sekundäre Leibeshöhle mit Körperflüssigkeit erfüllt ist, spielt sie für die Vermittlung des Stoffwechsels eine bedeutende Rolle. Dazu können noch Flüssigkeitsbahnen kommen, die sich zwischen die Wände der Coelomabschnitte oder zwischen diese und die Darmwand einschieben und sich in jene Körperteile fortsetzen, in die das Coelom nicht hineinreicht: es sind die Blutgefäße.

In diesen Räumen und Bahnen wird der Körpersaft in Bewegung gesetzt. Im einfachsten Falle sind es Zusammenziehungen der Köper- und Darmmuskulatur, die dies bewirken. Während bei völliger Ruhe der Körpersaft in der Umgebung des Darmes besonders reich an Nährstoffen, in der Nähe der atmenden Oberfläche mit Sauerstoff gesättigt und um die arbeitenden Muskeln herum mit Abbauprodukten des Stoffwechsels erfüllt wäre und ein Ausgleich nur langsam durch Diffusion stattfände, wird durch ein Fluten der Flüssigkeit im Körper eine fortwährende Durchmischung und damit eine gleichmäßige Verteilung der in ihr enthaltenen Stoffe bewirkt. Noch gründlicher kann der Körpersaft seine Vermittlerrolle erfüllen, wenn er in bestimmt gerichteten Bahnen in stetig kreisender Bewegung erhalten wird und dabei etwa nacheinander die Ernährungs- und Atmungsorgane durchströmt, wo er Nahrung und Sauerstoff aufnimmt, dann zu den Muskeln und Nerven gelangt, wo er jene Stoffe abgibt und Stoffwechselprodukte fortführt, die er auf seiner weiteren Bahn den Exkretionsorganen zur Ausscheidung über-

liefert, um dann den Weg von neuem zu beginnen. Diese durch selbständige Triebkräfte bedingte, bestimmt geregelte Flüssigkeitsbewegung im Körper in festen Bahnen bezeichnen wir als Kreislauf oder Zirkulation. Die Bahnen können entweder nur röhrenförmige Gefäße, oder daneben weitere Hohlräume, Lakunen oder Sinusse, und endlich selbst Abschnitte des Coeloms sein.

In vielen Fällen finden wir nur einerlei Körpersaft bei einem Tiere. Aber es können auch zwei, ja selbst drei getrennte Räume vorhanden sein, deren jeder mit einer besonderen Art von Körpersaft gefüllt ist. Dies ist der Fall, wenn ein gegen die Leibeshöhle vollkommen abgeschlossenes Gefäßsystem entwickelt ist, wie bei den meisten Ringelwürmern, oder außerdem noch ein weiteres Röhrensystem, wie das Ambulakralsystem (Wassergefäßsystem) bei den Stachelhäutern. Der Inhalt der Leibeshöhle wird dann als Leibeshöhlen- oder Coelomflüssigkeit, seltener als Lymphe bezeichnet im Gegensatz zu dem Inhalt der Gefäße, dem Blut. Wo aber das Gefäßsystem mit der Leibeshöhle in offener, mehr oder weniger weiter Verbindung steht, ist der Inhalt beider identisch und wird wohl Hämolymphe, wenn nicht kurzweg ebenfalls Blut genannt.

Die Körpersäfte enthalten stets Salze und mehr oder weniger Eiweiß in Lösung und sind verschieden reich an Zellen, die in ihnen flottieren. Im Blut wird den Zellen gegenüber die Flüssigkeit als Blutplasma unterschieden. Die Blutzellen oder Blutkörperchen, wie sie gewöhnlich heißen, können eine feste Form besitzen oder sind amöboid beweglich, eine Eigentümlichkeit, die ihnen die Aufnahme fester Körperchen nach Art der Amöben gestattet; damit werden sie zu Phagocyten und treten in den Dienst der Ernährung und Exkretion. Sind mehrere Arten von Körpersäften vorhanden, wie etwa Leibeshöhlenflüssigkeit und Blut bei den Ringelwürmern, so verteilt sich die Vermittlung der Stoffwechselfunktionen meist in verschiedener Weise auf sie: es tritt eine, wenn auch nicht vollkommene, Arbeitsteilung zwischen ihnen ein.

2. Das Blut und seine Besonderheiten.

Das Blut, dem wir besondre Aufmerksamkeit schenken müssen, ist seinen Aufgaben, die in Vermittlung von Ernährung, Atmung und Exkretion bestehen, in verschieden hohem Grade angepaßt. Besonders als Atemblut besitzt es häufig Eigenschaften, die ihm gestatten, mehr Sauerstoff aufzunehmen, als bei einfach physikalischer Bindung desselben möglich wäre. Es enthält dann gewisse Stoffe, die mit dem Sauerstoff dort, wo er reichlicher vorhanden ist und daher größere Spannung hat, also in den Atemorganen, leicht eine chemische Bindung eingehen; diese ist wenig beständig und gibt an den Verbrauchsstellen, wo geringe Sauerstoffspannung herrscht, den Sauerstoff wieder ab.

Der bekannteste unter diesen Sauerstoffträgern ist der rote Blutfarbstoff des Wirbeltierblutes, das Hämoglobin, ein eisenhaltiger Eiweißkörper, der in der Tierreihe ziemlich weit verbreitet ist. Schon bei manchen Schnurwürmern kommt es vor; es bewirkt die Rotfärbung der Blutflüssigkeit beim Regenwurm und vielen anderen Borstenwürmern, beim Blutegel und einigen seiner Verwandten und bei den Sternwürmern (Gephyreen). Hämoglobin ist es auch, wodurch das Blut der Tellerschnecken (Planorbis) und mancher Muscheln sowie niederer Krebstiere (Branchipus u. a.) gefärbt ist. Durch Aufnahme von Sauerstoff, also z. B. beim Schütteln mit Luft, färbt sich hämoglobinhaltiges Blut schön hochrot, während es nach Abgabe von Sauerstoff und Aufnahme von Kohlensäure dunkel blaurot aussieht; man kann also an der Farbe solchen Blutes erkennen, ob es

reich oder arm an Sauerstoff ist. Wird die Aufnahmefähigkeit des Hämoglobins für Sauerstoff dadurch vernichtet, daß es mit einem andren Gas eine feste Verbindung eingeht, wie mit Kohlenoxydgas (CO) bei Vergiftung durch Kohlendunst, so kann eine derartige Beeinträchtigung der Sauerstoffversorgung des Körpers stattfinden, daß der Tod eintritt.

Ein anderer weitverbreiteter Sauerstoffträger, das Hämocyanin, ist von blauer Farbe und enthält Kupfer an einen Eiweißkörper gebunden. Auch hier bewirkt die Anwesenheit reichlichen Sauerstoffs ein lebhafteres Blau; im Vakuum aber, wo die Gase aus dem Blut ausgesogen werden, entfärbt sich das Hämocyanin. Wir treffen diesen Stoff im Blute mancher Muscheln, z. B. unserer Teich- und Flußmuscheln (Anodonta und Unio), sowie bei manchen Schnecken (Helix, Limnaea; Murex, Triton u. a.) und bei Tintenfischen; ebenso enthält das Blut der höheren Krebse (Squilla und Dekapoden, z. B. Flußkrebs, Hummer), der Skorpione und einiger Spinnen diesen Blutfarbstoff.

Außer diesen beiden verbreitetsten Sauerstoffträgern gibt es noch andere sauerstoffbindende Eiweißstoffe von mehr gelegentlichem Vorkommen, so das rötliche Echinochrom in den Blutzellen mancher Seeigel (Sphaerechinus u. a.), das grüne Chlorocruorin mancher Borstenwürmer (Sabella, Spirographis u. a.) und das an die Blutkörperchen mancher Gephyreen (Sipunculus) gebundene rote Hämerythrin. Aber auch ungefärbte Eiweißstoffe besitzen hie und da die Fähigkeit lockerer Sauerstoffbindung, und bei ihrer schwierigen Erkennbarkeit sind sie wahrscheinlich viel weiter verbreitet als man jetzt weiß; solche Achroglobine sind bisher bei manchen Schnecken (Patella, Chiton), bei der Steckmuschel (Pinna) und bei Ascidien aufgefunden.

In den meisten der genannten Fälle ist der Sauerstoffträger dem Blutplasma beigemischt; in einzelnen Fällen aber, bei den Nemertinen, den Seeigeln, bei den Capitelliden und einigen andren Familien der Borstenwürmer, bei Sipunculus und vor allem überall bei den Wirbeltieren ist innerhalb des Blutes eine Arbeitsteilung derart eingetreten, daß ein Teil der Blutzellen, und zwar meist solche von fester Form, den respiratorischen Eiweißstoff enthalten und nun die Sauerstoffbindung größtenteils besorgen: sie sind Sauerstoffspeicher. Das Blutplasma ist zwar immer noch an der Vermittlung der Atemtätigkeit beteiligt; seine Hauptaufgabe ist aber jetzt die Übertragung der Nähr- und Exkretstoffe, wobei es durch die meist ungefärbten amoeboiden Blutkörperchen, soweit sie phagocytär sind, unterstützt wird.

Die Rotfärbung des Wirbeltierblutes beruht also lediglich auf der Färbung der formbeständigen Blutkörperchen, und im Gegensatz zu ihnen werden die amöboiden Blutkörperchen schlechthin als weiße bezeichnet. Die roten Blutkörperchen der Wirbeltiere sind abgeflachte Zellen von ovalem oder rundem Umriß; aber sie sind entsprechend ihrer besonderen Verrichtung auch im Bau stark spezialisiert: sie bestehen aus einer farblosen, wahrscheinlich zähflüssigen Membran und einem flüssigeren Inhalt, der eine Lösung von Salzen, Eiweiß und vor allem Hämoglobin ist. Der Kern ist klein und bei den Säugern nur in den Jugendzuständen der Blutkörperchen vorhanden; beim fertigen Blutkörperchen fehlt er hier, er ist ausgestoßen oder degeneriert. Ihr Umriß ist meist elliptisch; rund sind sie nur bei den Säugern mit Ausnahme der Kameliden (Kamel und Lama) und bei den Neunaugen. Ihre Oberfläche ist nicht eben, sondern durch flache Einsenkungen vergrößert, am stärksten bei den Säugern, deren im Umriß runde Blutkörperchen im lebendfrischen Blut glockenförmig aufgebogen sind und sich durch äußere Einflüsse bei der Präparation schnell scheibenförmig abplatten.

Bei den verschiedenen Gruppen der Wirbeltiere wechseln Größe, Zahl und Hämoglobingehalt der roten Blutkörperchen. Die Größe ist am bedeutendsten bei den niederen Amphibien und bei den Selachiern, geringer ist sie bei den Froschlurchen, den Reptilien und den Knochenfischen, noch geringer bei den Vögeln; am kleinsten sind die Blutkörperchen der Säuger. Zur Vergleichung diene folgende Tabelle, in der der große und kleine Durchmesser (bei den Säugern der eine Durchmesser) des Blutkörperchens in Mikren (1 μ = 1 Mikron = 1 tausendstel Millimeter) angegeben sind und zugleich die Zahl der in 1 mm^3 enthaltenen roten Blutkörperchen in Millionen angegeben ist.

	μ	Millionen
Zitterrochen	27 × 20	0,14
Rochen	25 × 14	0,23
Neunauge	15 × 15	0,13
Aal	15 × 12	1,10
Barbe	14,6 × 4,8	1,28
Seezunge	12 × 9	2,00
Olm	58,2 × 33,7	0,036
Feuersalamander	43,1 × 25,5	0,09
Kammolch	31,2 × 21,5	0,164
Grasfrosch	23,2 × 16,1	0,40
Gem. Kröte	21,8 × 15,9	0,39
Griech. Landschildkröte	21,2 × 12,4	0,63
Ringelnatter	17,6 × 11,1	0,97
Mauereidechse	15,4 × 10,3	0,96
Zauneidechse	15,9 × 9,9	1,42

	μ	Millionen
Strauß	14,3 × 9,1	1,62
Fischreiher	13,6 × 8,7	2,48
Taube	13,7 × 6,8	2,40
Rabenkrähe	11,8 × 7,2	2,49
Buchfink	12,4 × 7,5	3,66
Lama (Guanako)	7,6 × 4,4	13,19
2 höckr. Kamel	7,5 × 4,4	10,93
Elefant	9,4	2,02
Schwein	5,28—7,9	6,96
Rind	6	6,28
Schaf	3,9—5,9	9,13
Ziege	3,5	18,00
Eichhorn	5,7—7,25	7,49
Siebenschläfer	6,2	8,41
Hauskatze	4,5—7,1	8,22
Haushund	7—8	6,65
Mensch, Weib	6,6—9,2	4,50
" Mann		5,00

Die in der Tabelle aufgeführten Werte für die Zahl der Blutkörperchen stammen von verschiedenen Untersuchern und sind leider nicht alle nach der gleichen Methode gewonnen; immerhin läßt sich aus ihnen schon mancherlei entnehmen. Im allgemeinen, wenn auch nicht ausnahmslos, steht die Menge der roten Blutkörperchen im umgekehrten Verhältnis zu ihrer Größe; wo kleinere Blutkörperchen vorkommen, da ist auch ihre Zahl entsprechend höher. Die wenigsten Blutkörperchen finden wir bei den Schwanzlurchen und den Selachiern, mehr schon bei den Froschlurchen; bei den Knochenfischen steigt ihre Zahl, und wir finden bei ihnen Werte wie bei den Reptilien; noch höher sind die Zahlen bei den Vögeln, am höchsten bei den Säugern, und es ist wiederum bemerkenswert, daß die Ziege mit den kleinsten Blutkörperchen unter den aufgeführten Tieren (das Moschustier hat noch kleinere) auch die zahlreichsten hat. Außerdem scheint es, daß, wenigstens bei den Warmblütern, größere Tiere verhältnismäßig weniger zahlreiche Blutkörperchen haben als ihre kleineren Verwandten. Unter den Vögeln hat der Strauß, unter den Säugern der Elefant die geringste Zahl von Blutkörperchen; das Guanako hat mehr Blutkörperchen als das Kamel, die Ziege mehr als das Schaf und dieses mehr als das Rind; unter den Nagern hat die Hausmaus 8,9 Millionen, der Siebenschläfer 8,4, das Eichhorn 7,5, das Murmeltier 4,4 Millionen Blutkörperchen in einem Kubikmillimeter; die Ente hat mehr als der Schwan (3 gegen 2,3 Millionen),

der Löffelreiher (3,4 Millionen) mehr als der Fischreiher (2,5 Millionen) und dieser mehr als der Storch (2,2 Millionen). Doch sind noch genauere, gerade hierauf gerichtete Untersuchungsreihen nötig. Bei der Besprechung der Größe des Herzens bei den Wirbeltieren werden wir auf diese Verhältnisse noch zurückkommen.

Bei ähnlicher Form hat aber ein größeres Blutkörperchen eine geringere Oberfläche als eine Anzahl kleiner, die dieselbe Stoffmasse vorstellen. Das Kleinerwerden der Blutkörperchen in der Tierreihe bedeutet also eine Vermehrung der Oberfläche bei gleichem Stoffaufwand. Da sich aber die Menge des in der Zeiteinheit gebundenen Sauerstoffs entsprechend der Oberfläche der Blutkörperchen steigern wird, so wird eine gewisse Masse, etwa 1 mm^3, kleiner Blutkörperchen unter sonst gleichen Verhältnissen mehr Sauerstoff aufnehmen können als eine gleiche Masse größerer. Bei den höheren Wirbeltieren ist also der zur Bildung der Blutkörperchen verwendete Stoff besser ausgenutzt als bei den niederen. Wie riesig die von den Blutkörperchen dargebotene Oberfläche sein kann, zeigt eine für den Menschen durchgeführte Berechnung. Die Oberfläche eines Blutkörperchens beträgt 126,4 μ^2, also die Oberfläche der in 1 mm^3 enthaltenen 5 Millionen Blutkörperchen 6,32 cm^2; die in den 4,4 l Blut des Menschen enthaltenen Blutkörperchen haben also zusammen eine Oberfläche von 2781 m^2, also etwa wie die Fläche eines Quadrates von 53 m Seitenlänge.

Die Menge des Hämoglobins in gleichen Massen von Blutkörperchen ist bei niederen Wirbeltieren geringer als bei den höheren; am größten ist sie wiederum bei den Säugern. Die Trockensubstanz der Blutkörperchen besteht nach Hoppe-Seyler beim Menschen zu 94,3%, beim Hund zu 86,5%, beim Igel zu 92,25% aus Hämoglobin, bei der Gans dagegen nur zu 62,65%, bei der Ringelnatter zu 46,7%. Die Blutkörperchen der Säuger sind also auch in ihrer chemischen Zusammensetzung am meisten für ihre Sonderleistungen spezialisiert. — Über die Blutmenge verschiedener Wirbeltiere fehlen uns leider noch vergleichende Angaben.

Im Blute der Wirbeltiere ist überall Hämoglobin enthalten; nur beim Amphioxus und bei den Larven des Aales und seiner Verwandten fehlt es. In der Reihe der Wirbellosen dagegen konnte in sehr zahlreichen Fällen das Vorhandensein respiratorischer Eiweißstoffe im Blut nicht nachgewiesen werden, und man weiß häufig keinen Grund dafür anzugeben, weshalb bei nahe verwandten Formen bei der einen die Oxydation des Blutes durch die Gegenwart eines Sauerstoffträgers erleichtert ist, bei der anderen nicht. Besonders auffallen muß es aber, daß in der großen Klasse der Insekten, zu der mehr als zwei Drittel aller bekannten Tierarten gehört, keinerlei derartige Stoffe gefunden werden, während sie bei den wasseratmenden Gliederfüßlern, den Krebsen, häufig sind und auch bei den Spinnentieren vorkommen. Diese Tatsache wird uns verständlich wenn wir bedenken, daß hier dem Blute eine respiratorische Aufgabe gar nicht oder doch nur in geringem Maße zukommt. Die Sauerstoffversorgung des Organismus geschieht ja durch die Tracheen in der Weise, daß der Sauerstoff direkt an die Verbrauchsstellen, in die Organe hinein, geleitet wird, ohne daß dabei das Blut als Transportmittel in Anspruch genommen wird; diesem fällt nur die Vermittlung der Ernährung und Exkretion zu. Nur bei den Larven von Chironomus, einer Mücke, die am Boden stagnierender Pfützen leben und neben der allgemeinen Hautatmung noch Blutkiemen besitzen, hat man Hämoglobin im Blute nachweisen können, nicht aber bei ähnlich lebenden Verwandten. Ebenso ist bei den Maden der gemeinen Fliegen (Musca) solches gefunden — doch ist ein besonderer Grund, weshalb es gerade hier vorhanden ist, nicht erkennbar.

Wenn das Blut in die Atmungsorgane eintritt, ist es arm an Sauerstoff, reich an Kohlensäure; nachdem es dieselben durchströmt hat, hat es die Kohlensäure abgegeben und Sauerstoff aufgenommen, oft auch seine Farbe verändert. Für diese verschiedenen Zustände des Blutes hat man besondere Bezeichnungen: das sauerstoffarme Blut heißt venös, das sauerstoffreiche arteriell. Diese Namen sind den Verhältnissen bei den Wirbeltieren, speziell beim Menschen entnommen, wo die zum Herzen führenden Gefäße Venen, die vom Herzen wegführenden Arterien heißen; jene führen, soweit sie das Blut aus dem Körper bringen, sauerstoffarmes Blut, diese, soweit sie das Blut in den Körper führen, sauerstoffreiches. Aber nicht jede Vene hat venöses, nicht jede Arterie arterielles Blut; das Blut der Lungenarterie, das vom Herzen zur Lunge fließt, ist venös, das Blut der Lungenvene arteriell. Die Bezeichnungen decken sich also nicht, was zur Vermeidung von Verwirrungen streng zu beachten ist.

Eine wichtige Eigenschaft des Blutes, die von den Wirbeltieren her allgemein bekannt ist, aber auch manchen Wirbellosen zukommt, ist die Gerinnungsfähigkeit. Läßt man etwa Rinderblut kurze Zeit an der Luft stehen, so sondert sich eine zusammenhängende Masse, die sich zu Boden senkt, der sogenannte Blutkuchen, von einer darüberstehenden klaren Flüssigkeit, dem Blutserum. Im Blutkuchen sind alle zelligen Bestandteile des Blutes, die roten und weißen Blutkörperchen, enthalten, daneben aber noch ein geronnener Eiweißstoff, der Faserstoff oder das Fibrin, der jene untereinander zu einer Masse verbindet. Das Fibrin schlägt sich aus dem Blut gleich beim Verlassen des Körpers nieder; es entsteht aus einem im Blutplasma enthaltenen flüssigen Eiweißstoff, dem Fibrinogen, das also der eigentliche Träger der Gerinnbarkeit ist. Die Blutgerinnung ist ein Schutzmittel gegen größere Blutverluste; wenigstens kleinere Wunden der Gefäße werden durch Fibrinpröpfe alsbald verschlossen. Die Wichtigkeit dieser Einrichtung erhellt daraus, daß sich Menschen mit der sogenannten Bluterkrankheit (Hämophilie), bei denen die Gerinnbarkeit des Blutes fehlt, schon an geringfügigen Wunden verbluten können. Unter den Wirbellosen besitzt das Blut vor allem bei den höheren Krebsen eine ausgesprochene Gerinnbarkeit: das Blut von Hummern und Langusten erstarrt zu einer kompakten Gallerte. Auch das Insektenblut gerinnt an der Luft, und bei Mollusken hat man hie und da Fibrinogen im Blute nachgewiesen. Da aber bei den meisten Wirbellosen das Blut viel weniger eiweißhaltig ist als bei den Wirbeltieren und leichter durch Aufnahme von Flüssigkeit ersetzt werden kann, sind Blutverluste hier weit weniger verderblich, und daher der Schutz vor solchen weniger wichtig.

3. Die Blutbewegung.

Die dreifache Aufgabe des Körpersaftes, die Vermittlung von Ernährung, Atmung und Exkretion, wird um so vollkommener erfüllt werden, je mehr die einzelnen Teile der Flüssigkeit einerseits mit den Aufnahmestellen, andrerseits mit den Verbrauchs- und Abgabestellen in abwechselnde Berührung kommen. Wir haben schon gesehen, daß dies in den einfachsten Fällen durch bloße Fluktuationen, meist aber durch einen mehr oder weniger hoch ausgebildeten Kreislauf in bestimmten Bahnen und nach bestimmter Richtung erreicht wird. Bei sehr kleinen Tieren liegen die Aufnahme- und Verbrauchsstellen, die Produktions- und Abscheidungsstellen einander so nahe, daß für den Stoffaustausch die bloße Diffusion schon viel leistet und der Kreislauf gegenüber dem der größeren Verwandten sehr unvollkommen ist; so fehlt ein regelrechter Kreislauf unter den Muschel-

krebsen bei Cytheriden und Cypriden, unter den Ruderfußkrebsen bei Cyclops und Canthocamptus, unter den Spinnentieren bei den meisten Milben.

Das treibende Element bei den Fluktuationen des Körpersaftes, wie wir sie am Blute der niedrigsten Schnurwürmer, an der Coelomflüssigkeit der Ringelwürmer und dem Körpersaft der Cyclopiden beobachten, bildet die Muskulatur der Leibeswand und des Darmes mit ihren, in erster Linie andren Zwecken dienstbaren Zusammenziehungen. Beim Kreislauf aber finden wir stets eine eigene Muskulatur innerhalb der Blutbahnen ausgebildet, die durch ihre Kontraktionen den Blutstrom in Bewegung setzt. Die Kontraktionsfähigkeit kann sich auf lange Strecken des Blutgefäßes verteilen — bei den meisten Schnurwürmern sind die Hauptgefäße in ihrer ganzen Länge von einer Ringmuskellage umgeben, bei den Ringelwürmern ist das ganze Rückengefäß und einige von ihm ausgehende Gefäßschlingen kontraktil — oder sie bleibt auf eine kurze Strecke des Gefäßsystems beschränkt und ist dann hier um so kräftiger ausgebildet. Von den Verhältnissen bei den Wirbeltieren ausgehend hat man für solche zentrale Pumpwerke allgemein den Namen Herz eingeführt.

In den einfachsten Fällen, wie bei manchen niederen Borstenwürmern (z. B. Chaetogaster), ist die betreffende Gefäßstrecke von Wandzellen umgeben, die in ihrer Totalität kontraktil sind, wie eine Amöbe, ohne daß darin Muskelfibrillen nachweisbar wären. Auch am embryonalen Wirbeltierherzen sieht man rhythmische Kontraktionen ablaufen, lange ehe eine Differenzierung kontraktiler Fibrillen nachweisbar ist. Meist aber sind solche entweder in den Wandzellen selbst vorhanden, oder es lagern sich der Gefäßwandung neben Bindegewebszellen auch Muskelzellen auf: so beim Rückengefäß der höheren Würmer. Je mehr sich das Pumpwerk auf eine kurze Strecke konzentriert, desto dicker wird seine Muskelhülle. Die Muskelzellen des Herzens sind von besonderer Beschaffenheit: sie sind meist sehr protoplasmareich, und bei den Wirbeltieren zeichnen sie sich vor der übrigen „unwillkürlichen“ Muskulatur dadurch aus, daß sie wie die Skelettmuskeln eine Querstreifung besitzen — es mag ihre besonders hohe Leistungsfähigkeit mit diesen Eigentümlichkeiten zusammenhängen.

Die Arbeit des Herzens besteht in ununterbrochenen rhythmischen Zusammenziehungen, die in der Richtung des Blutstroms über den Muskelschlauch fortschreiten. Sie ist ausdauernder als die irgendeines andren Muskels. So ist für die naive Naturbetrachtung das Herz geradezu eine Verkörperung des Lebensprinzips: es ist das erste, was im Embryo zuckt, das „primum movens“, es ist das letzte, was sich beim Sterbenden noch bewegt, das „ultimum moriens“. Wie die Darmmuskulatur so empfängt auch die Muskulatur des Herzens den Anreiz zur Bewegung nicht von außen: das gilt sowohl für die höheren Wirbellosen, die Gliederfüßler, Weichtiere und Manteltiere, wie für die Wirbeltiere; kann man doch das herausgenommene Herz eines Frosches bei geeigneter Behandlung noch tagelang lebend und schlagend erhalten. Die Beeinflussung von äußeren Nervenzentren aus beschränkt sich auf Regelung des Herzschlags, auf Hemmung oder Beschleunigung. Ja, manche Forscher nehmen sogar an, daß der Bewegungsanreiz nicht nervöser Natur sei, sondern durch Stoffwechselvorgänge innerhalb der Muskelelemente selbst erzeugt werde. Es sind zwar im Herzen der Wirbeltiere Ganglienzellen nachgewiesen; aber auch Herzabschnitte, in denen man solche nicht gefunden hat, fahren in ihren Zusammenziehungen fort, wenn man sie isoliert. In den Herzen der Wirbellosen wurden bisher Ganglienzellen überhaupt nicht aufgefunden.

Die Vermittlerrolle, die das Blut bei den Stoffwechselvorgängen spielt, hat auf

seinen Kreislauf natürlich bedeutenden Einfluß; je größer der Verbrauch an Sauerstoff und Nährstoffen, je größer die Menge der produzierten Zerfallstoffe ist, um so mehr wird die Vermittlung des Blutes in Anspruch genommen und um so lebhafter gestaltet sich sein Umtrieb. Die Erfahrungen an unserem eigenen Körper bestätigen uns dies: das Herz schlägt am langsamsten, der Puls geht am ruhigsten, wenn wir liegen, schneller beim Stehen, noch schneller beim Gehen und steigert sich ganz außerordentlich beim Laufen oder Bergsteigen; auch nach den Mahlzeiten ist die Herztätigkeit lebhafter, bei länger dauerndem Fasten dagegen nimmt die Zahl der Pulse in der Minute um 10—12 ab. Ein Pferd, das beim ruhigen Stehen etwa 40 Pulse in der Minute hat, zeigt nach einer Viertelstunde Trab deren 48—56, in der zweiten Viertelstunde deren 60; nach 7 Minuten Karrière hat die Zahl der Pulsschläge 90—100 erreicht. Wenn also bei dem gleichen Tier das Herz, das den Blutumtrieb besorgt, bei verschieden lebhaftem Stoffwechsel verschieden stark in Anspruch genommen wird, so ist auch zu erwarten, daß bei verschiedenen Tierformen mit ungleich starkem Stoffwechsel das Herz um so leistungsfähiger ist, je lebhafter der Stoffwechsel ist. Das Herz aber besteht fast ganz aus Muskelzellen, und die Leistungsfähigkeit eines Muskels hängt, unter sonst gleichen Bedingungen, von seiner Masse ab. Danach wäre zu vermuten, daß bei Tieren mit starkem Stoffwechsel das Herz verhältnismäßig größer ist als bei solchen mit weniger lebhaftem Stoffwechsel. Die Untersuchung des Herzgewichts bestätigt diese Schlüsse im vollsten Umfang. Am leichtesten ist das dort ersichtlich, wo der Stoffwechsel in der Hauptsache nur die Energie für die Bewegung des Körpers liefert, wie bei den Fischen; kompliziert dagegen liegen die Verhältnisse dort, wo die Stoffwechselenergie nur zum Teil als Bewegung, zum Teil aber als Wärme zur Erhaltung einer bestimmten Körpertemperatur verwertet wird. Wir werden im folgenden das relative Herzgewicht in Promillen des Körpergewichts angeben; die betreffende Zahl zeigt dann, wieviel Gramm Herz auf je 1 Kilogramm Körper kommen.

Einige Herzgewichte von Weichtieren stimmen sehr gut zu unseren Forderungen: eine langsame, pflanzenfressende Meeresnacktschnecke, Aplysia depilans Gm., hat 0,43‰ Herzgewicht; der kräftige, räuberische, aber träge lauernde Pulp (Octopus vulgaris Lam.) hat 0,72‰; der in rastloser Bewegung befindliche, schnellschwimmende Kalmar (Loligo vulgaris Lam.) hat dagegen 1,16‰.

Ähnliche Unterschiede finden sich bei den Fischen. Unter allen Wirbeltieren zeigen sie die niedrigsten Herzgewichte: das Wasser trägt und stützt ihren Körper; mit Hilfe der Schwimmblase können die meisten ihr Gewicht dem des Wassers gleichmachen, so daß sie Muskeltätigkeit nicht zum Tragen und Erheben des Körpers, sondern in der Hauptsache nur zur horizontalen Bewegung notwendig haben. Am kleinsten ist das Herz bei einigen aalartigen Meerfischen, die mit dem Rumpf im Sande eingewühlt auf leichte Beute lauern: bei Ophisurus beträgt das Herzgewicht nur 0,15‰, bei Sphagebranchus 0,28‰ des Körpergewichts. Andre lauernde Grundfische von größrer Kraft haben ein etwas bedeutenderes Herzgewicht, so der Himmelsgucker (Uranoscopus) 0,52‰, das Petermännchen (Trachinus) 0,62‰. Die meisten freischwimmenden Friedfische des Meeres haben ein Herzgewicht, das zwischen 0,6 und 0,8‰ schwankt. Die kräftigen Schwimmer und gewaltigen Räuber aber aus der Verwandtschaft der Makrelen, denen auch noch dazu die Schwimmblase fehlt, besitzen bedeutend größere Herzen: bei Trachurus wiegt es 1,56‰, beim unechten Bonite (Pelamys sarda C. V.) sogar 2,12‰. Wie lebhaft bei diesen Tieren der Stoffwechsel ist, geht daraus hervor, daß beim Thunfisch die Temperatur im Innern des Körpers um 10° C höher als die Wassertemperatur sein kann. — Merkwürdig ist, daß

bei Haien und Rochen, von denen ich nur verhältnismäßig träge, wenig bewegliche Formen untersuchen konnte, das Herz größer ist als bei den meisten Knochenfischen; es wiegt zwischen 0,75 und 1,2‰ des Körpergewichts; das hängt vielleicht damit zusammen, daß diesen Tieren die Schwimmblase fehlt und sie daher nicht bloß für die Vorwärtsbewegung, sondern auch für das Schweben im Wasser auf Muskelarbeit angewiesen sind, also durch das Schwimmen stärker angestrengt werden.

Weniger leicht lassen sich diese Verhältnisse bei jenen Wirbeltieren übersehen, bei denen ein beträchtlicher Teil der durch den Stoffwechsel gewonnenen Energie als Wärme auftritt. Bei den Fischen ist das Herzgewicht für alle Individuen das gleiche, mit engbegrenzten Schwankungen, unabhängig von Alter und Größe der Tiere: sieben Rochen (Raja asterias Rond.) zwischen 140 und 1100 g Körpergewicht wiesen durchweg etwa 1‰ Herzgewicht auf, und fünf Seeteufel (Lophius piscatorius L.) von 268 bis 17000 g hatten mit geringen Abweichungen ein Herz von 1,14‰ des Körpergewichts. Anders bei den Warmblütern: das Herzgewicht eines frisch ausgeschlüpften Hühnchens beträgt etwa 9‰, das eines halbwüchsigen Huhnes 6,7‰, das einer ausgewachsenen Henne 6,3‰; oder beim neugebornen Kaninchen wiegt das Herz 5,85‰, nach 14 Tagen 3,91‰, nach 4 Wochen 3,77‰ und beim ausgewachsenen Tier 2,74‰ des Körpergewichts. Und während bei den Fischen nahe verwandte Formen ein verhältnismäßig gleich großes Herz haben, sieht man bei den Warmblütern die relative Herzgröße in den Verwandtschaftsreihen von den großen zu den kleinen Formen zunehmen. So ist das Herz eines 1875 g schweren Uhu 4,7‰, das des Waldkauzes von 441 g 5,07‰, das des Steinkauzes von 170 g 8,25‰ schwer; oder bei dem Iltis (Putorius foetidus Gray) (1268 g) wiegt es 6,73‰, bei dem Hermelin (P. ermineus Ow.) (139,5 g) dagegen 11,02‰; oder bei der Wanderratte (391 g) 4,02‰ gegen 6,85‰ bei der Hausmaus (20,3 g).

Diese Gesetzmäßigkeiten hängen aufs engste damit zusammen, daß der Wärmestoffwechsel bei kleinen Vögeln und Säugern im Verhältnis zu ihrer Masse viel intensiver ist als bei großen. Diese Tiere, deren Körpertemperatur höher ist als die der Umgebung, verlieren durch Strahlung eine Menge Wärme, die durch Stoffwechseltätigkeit ersetzt werden muß. Unter sonst gleichen Verhältnissen aber ist die Menge der ausgestrahlten Wärme proportional der Oberfläche, da die Oberfläche bei kleinen Tieren im Verhältnis zur Masse größer ist als bei ähnlich gestalteten größeren Tieren (vgl. oben S. 46), so erleiden kleine Tiere einen verhältnismäßig größeren Wärmeverlust. Rubner stellte an verschieden großen ausgewachsenen Hunden fest, wieviel Wärme jeder für 1 kg seines Körpergewichts täglich produziert. Zwei Fälle seien aus seiner Versuchsreihe herausgegriffen; der eine Hund wog 20 kg, der andre 3,2 kg; bei dem großen betrug die Oberfläche 7500 cm², bei dem kleinen 2423 cm²; somit kamen bei dem großen auf 1 kg 375 cm² Oberfläche, bei dem kleinen 757 cm², also noch einmal so viel. Dem entspricht das Ergebnis des Versuchs: der große Hund produzierte auf 1 kg Masse 45 Kalorien, der kleine 88, also das Doppelte. — Dazu kommt, daß bei kleinen Vögeln und Säugern das Feder- und Haarkleid meist weniger dicht, der Schutz gegen Wärmeverlust also geringer ist. Die verhältnismäßig größeren Wärmerverluste kleinerer Warmblüter bedingen also einen lebhafteren Stoffwechsel und damit ein verhältnismäßig größeres Herz.

Wenn man also die Herzgrößen warmblütiger Wirbeltiere vergleichen will, so kann man in doppelter Weise vorgehen. Entweder vergleicht man Tiere von gleicher Lebensweise und Lebhaftigkeit, also Angehörige desselben Verwandtschaftskreises wie Habicht und Sperber, Ratte und Maus; dann wird das kleinere Tier ein verhältnismäßig größeres

Herzgewicht aufweisen. Oder man vergleicht Tiere von gleicher Größe, also etwa gleicher Wärmeabgabe: dann wird das lebhaftere Tier auch das größere Herzgewicht haben. In der zuerst angegebenen Weise haben wir schon ein paar Beispiele aufgeführt und fügen noch einige weitere hinzu: die Ringeltaube (Columba palumbus L.) von 500 g Körpergewicht, hat 10,63 ‰ Herzgewicht, die Hohltaube (Col. oenas L.) von 247 g hat 13,8 ‰; der Habicht (Astur palumbarius L.) von etwa 1200 g hat 8,65 ‰, der Sperber (Accipiter nisus L.) von 125 g hat etwa 12 ‰ Herzgewicht; bei der gemeinen Fledermaus (Vespertilio murinus Schreb.) von 21 g Körpergewicht wiegt das Herz etwa 10 ‰, bei der Zwergfledermaus (Vesperugo pipistrellus Keys.-Bl.) von 3,73 g wiegt es 14,36 ‰. Es ist bezeichnend, daß dieser kleinste der untersuchten Säuger auch das verhältnismäßig größte Herz hat.

Interessanter noch sind die Vergleiche des Herzgewichts bei gleich großen Tieren von verschiedener Lebhaftigkeit. Bei einem Körpergewicht von etwa 200 gr ist das Herzgewicht bei der Elster 9,34 ‰, beim Turmfalken 11,9 ‰, bei dem weit schnelleren Baumfalken (Falco subbuteo L.) 17 ‰. Das wilde Kaninchen von 1500 gr Körpergewicht hat 3,16 ‰ Herzgewicht, der gleichschwere Edelmarder 7,66 ‰. Vögel, deren Stoffwechsel den der Säuger an Intensität übertrifft, die vor allem beim Flug besonders hohe Bewegungsleistungen verausgaben, besitzen im allgemeinen ein schwereres Herz als gleichgroße Säuger: bei etwa 20 g Körpergewicht hat die Waldmaus (Mus sylvaticus L.) ein Herz von 7,16 ‰, die gemeine Fledermaus (V. murinus Schreb.) ein solches von 10 ‰, die Rauchschwalbe (Hirundo rustica L.) von 14,5 ‰, (vergleiche dazu den etwa gleich schweren Feuersalamander mit 1,86 ‰!); der Maulwurf von 65 g Körpergewicht hat noch nicht 6 ‰ Herzgewicht, der gleichschwere Wiedehopf etwa 12 ‰, der große Buntspecht 17,26 ‰ (Weibchen des Wasserfroschs von etwa gleichem Gewicht haben 1,65 ‰). Im gleichen Sinne kommt manchen Haustieren ein schwereres Herz zu als ihren freilebenden Stammeltern: so hat eine Hausente mit 1100 g Körpergewicht ein Herz von 6,35 ‰, ihre wilde Stammform, die Stockente (Anas boschas L.), mit etwa 1000 g ein solches von 8,5 ‰, und das zahme Kaninchen von 1800 g Körpergewicht hat 2,78 ‰, das wilde Kaninchen von 1600 g hat 3,16 ‰ Herzgewicht.

Die Amphibien mit ihrer feuchten, drüsenreichen Haut erleiden in der Luft durch Verdunsten der Hautfeuchtigkeit beständig Abkühlung, die um so größer ist, je weniger Wasserdampf die umgebende Luft enthält. Diese Wärmeverluste müssen durch Stoffwechselenergie ausgeglichen werden. Im Wasser finden solche Wärmeverluste nicht statt. Daher haben die mehr landlebenden Amphibien im allgemeinen ein größeres Herz als ihre überwiegend wasserbewohnenden Verwandten. Bei dem Feuersalamander, der seine Verstecke nur bei ganz feuchter Luft verläßt, ist ein Unterschied gegen den sommers im Wasser lebenden Kammolch (Triton cristatus Laur.) nicht zu bemerken (1,86 ‰ : 1,9 ‰); wohl aber ist das Herz des Grasfrosches (Rana fusca Rös.) mit 2,73 ‰ größer als das des stets an und im Wasser weilenden Wasserfrosches (R. esculenta L.) mit 2,01 ‰, das Herz der gemeinen Kröte mit 3,2 ‰ größer als das der wasserbewohnenden Unke (Bombinator pachypus Boul.) mit 2,77 ‰. Da mit größerer Oberfläche die Verdunstung und damit die Abkühlung zunimmt, so müssen die kleineren Formen unter den landbewohnenden Amphibien bei relativ größerer Oberfläche auch einen verhältnismäßig größeren Wärmeverlust und daher ein größeres Herz haben: vom Grasfrosch mit 2,73 ‰ und der Kröte mit 3,2 ‰ steigt das Herzgewicht beim Laubfrosch auf 4,06 ‰. Alle diese Zahlen beziehen sich auf männliche Tiere.

Anders bei den Reptilien: sie haben trotz ihrer Behendigkeit nur ein geringes Herzgewicht, das kleiner ist als bei vielen Amphibien, ja selbst von manchen Fischen übertroffen wird. Während die Amphibien auch bei kühler Witterung lebendig sind und viele von ihnen schon früh im Jahre aus den Winterquartieren kommen, sind die Reptilien Sonnentiere; sie erleiden bei ihrer trocknen Haut keine Wärmeverluste durch Verdunstung; nur in der Wärme sind sie beweglich und beziehen wahrscheinlich einen Teil ihrer Energie nicht durch Stoffwechsel, sondern unmittelbar von der Sonne; bei kühler Witterung sind sie träge, ihr Stoffwechsel scheint für sich allein zu gering zu sein zur Bestreitung lebhafter Bewegungen. So hat die Blindschleiche nur 1,48 ‰, die grüne Eidechse (Lacerta viridis Gessn.) 2,11 ‰, die Zauneidechse (L. agilis L.) 2,32 ‰ Herzgewicht.

So entspricht die Größe des Herzens ganz der wichtigen Rolle, die es als Pumpwerk für den Kreislauf des Stoffwechselvermittlers, des Blutes, spielt; es bildet als solches wirklich einen Lebensmittelpunkt, für den es nach landläufiger Ansicht gilt, und man kann sein Gewicht, wenigstens bei den Wirbeltieren, geradezu als Maßstab für die Energie des Stoffwechsels betrachten.

4. Die Blutbahnen und ihre Anordnung.

Die Bahnen, die das Blut durch den Körper leiten, sind von verschiedener Beschaffenheit. Überall dort, wo das Blut mit den Geweben in Stoffaustausch treten soll, müssen sie dünnwandig sein, um eine schnelle Diffusion der zugeführten und abzuleitenden Stoffe zu ermöglichen: es sind dann entweder Lückenräume zwischen den Geweben, sogenannte Sinusse, die gar keine oder eine sehr dünne Eigenwandung haben, oder es sind sogenannte Haargefäße oder Kapillaren, Röhrchen von geringem Durchmesser, deren Wände aus einer Lage sehr flacher Zellen bestehen. Bei manchen kleinen, wenig differenzierten Tieren, z. B. kleinen Würmern wie Aeolosoma und Chaetogaster, mögen alle oder doch die Mehrzahl der Blutbahnen so beschaffen sein; wo aber die Hauptgefäße große Blutmengen führen, wo die Differenzierung fortgeschritten ist und die Organe mehr auf umschriebene Stellen im Körper beschränkt sind, da kommen zu jenen Diffusionsbahnen noch andere Blutbahnen hinzu, Leitungsröhren, deren Aufgabe sich darauf beschränkt, das Blut an die Stellen des Stoffaustausches und wieder von diesen fortzuführen. Diese Leitungsbahnen sind starkwandig, und das um so mehr, je höhere Ansprüche durch den Druck des umgetriebenen Blutes an ihre Wandungen gestellt werden. Der Druck ist naturgemäß am größten dort, wo das Blut aus dem treibenden Pumpwerk in die Bahnen eintritt: bei großen Säugern herrscht in den direkt an das Herz anschließenden Gefäßen, die das Blut zu den Kapillarsystemen führen, ein Druck bis zu 250 mm Quecksilber, also ein Drittel Atmosphärendruck; in größerer Entfernung vom Herzen ist der Druck geringer, da er durch die Widerstände verschiedener Art innerhalb des Gefäßsystems abgeschwächt wird; in den Kapillaren beträgt der Druck nur noch etwa 20—40 mm Quecksilber, und nach dem Passieren derselben ist er durch die großen Reibungswiderstände so verringert, daß er nur noch wenige Millimeter Quecksilber mißt. Bei den übrigen Wirbeltieren liegen die Druckverhältnisse ähnlich. Demgemäß ist der Bau der von dem Herzen zu den Kapillaren führende Leitungsgefäße ein anderer als derjenigen, die von dort zum Herzen zurückführen; man hat jene als Arterien von diesen, den Venen, unterschieden. Die Wandung der Arterien ist um so dicker, je näher sie dem Herzen sind, also je stärker der auf ihrer Wand lastende Blutdruck ist. Die drei Schichten ihrer Wandung, deren

mittelste eine mehr oder weniger dicke Ringmuskellage enthält, sind von elastischem Gewebe reichlich durchsetzt. Die Ringmuskulatur der Arterien hat mit der Vorwärtsbewegung des Blutes nichts zu tun; durch ihre Zusammenziehung oder Erschlaffung wird vielmehr die Lichtung des Gefäßes verengt oder erweitert und damit die Menge des durchströmenden Blutes reguliert. In der Wand der Venen dagegen tritt das elastische und muskulöse Gewebe sehr zurück; sie ist vorwiegend bindegewebig, weit dünner als bei gleich dicken Arterien und besitzt eine größere Dehnbarkeit.

Die Beschaffenheit der Diffusionsbahnen, der Sinusse und Kapillarnetze, zeigt eine Besonderheit, die für den Ablauf des Stoffaustausches zwischen Blut und Geweben förderlich ist. Die Querschnitte der Kapillaren, in die sich eine Arterie auflöst, übertreffen zusammen bei weitem den Querschnitt der zuführenden Arterie; für den Menschen ist berechnet, daß der Gesamtquerschnitt des Kapillarsystems der großen Körperschlagader 500, nach anderen gar 800 mal so groß ist als der Querschnitt jenes Gefäßes selbst. In ähnlicher Weise übertrifft der Querschnitt der Blutsinusse bei den Wirbellosen den des zuführenden Gefäßes bedeutend. Die Folge davon ist, daß sich das Blut hier viel langsamer bewegt. Man denke sich einen Wassergraben von 1 m Breite und 1 m Tiefe, der in einen ebenso tiefen, mit Abfluß versehenen Teich von 10 m Breite einmündet (Abb. 279).

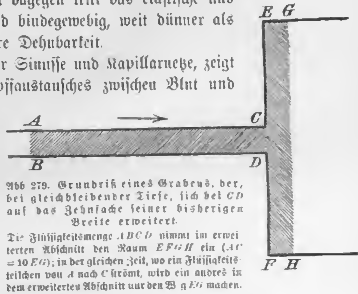


Abb 279. Grundriß eines Grabens, der, bei gleichbleibender Tiefe, sich bei CD auf das Zehnfache seiner bisherigen Breite erweitert.

Die Flüssigkeitsmenge $ABCD$ nimmt im erweiterten Abschnitt den Raum $EFGH$ ein ($AC = 10\,EG$); in der gleichen Zeit, wo ein Flüssigkeitsteilchen von A nach C strömt, wird ein andres in dem erweiterten Abschnitt nur den Weg EG machen.

In derselben Zeit, wo das Wasser in dem Graben um 10 m vorwärts strömt (von AB bis CD), wird seine Stromgeschwindigkeit in dem Teiche nur 1 m betragen; denn die einströmenden 10 m³ Wasser breiten sich auf einen Raum von 10 m Breite aus, drängen daher das im Teich vorhandene Wasser um 1 m vorwärts (von EF bis GH); so ist also die Geschwindigkeit umgekehrt proportional dem Querschnitt des Stroms, wobei aber noch außerdem die Verlangsamung des Stroms durch Reibung in Rechnung zu ziehen ist. Das gleiche gilt für die Strömung in einem System röhrenartiger Hohlräume. In dem Kapillarsystem der Körperschlagader wäre demnach die Strömung mindestens 500 oder 800 mal so langsam als in dieser selbst. Dies längere Verweilen des Blutes gestattet eine gründlichere Ausnützung der in ihm enthaltenen Stoffe und eine ausgiebigere Sättigung mit den wegzuführenden Stoffen. Für den Stoffaustausch sind die Kapillaren noch günstiger

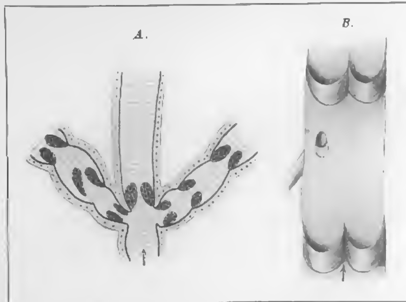


Abb. 280. Ventileinrichtungen an Blutgefäßen.

A Rückengefäß mit abgehenden Gefäßschlingen von einem Regenwurm, mit Klappenventilen. Nach R. S. Bergh. B Stück einer menschlichen Vene, der Länge nach geöffnet, mit 2 Paar Taschenventilen. Von links her mündet eine kleinere Vene ein. Nach Gegenbaur. Die Pfeile zeigen die Richtung des Blutstroms.

beschaffen als die Sinusse der Wirbellosen; denn bei ihnen ist die Oberfläche, an der das Blut mit dem umgebenden Gewebe in Berührung tritt, außerordentlich vermehrt. Aus demselben Grunde ist aber andrerseits auch die Reibung, die der Blutstrom erfährt, viel höher bei Kapillaren als bei Sinussen, und es ist daher eine viel größere Arbeit erforderlich, um das Blut durch die Kapillaren hindurchzutreiben. Daher sind die Herzen bei den Wirbeltieren im allgemeinen viel stärker als bei den Wirbellosen.

Die Stromrichtung in den Gefäßen ist stets gleichbleibend; eine Ausnahme davon machen nur die Manteltiere. Ja, es sind häufig Einrichtungen vorhanden, die ein Strömen in anderer Richtung unmöglich machen: Klappen- oder taschenförmige Ventile (Abb. 280), die von der Gefäßwand aus- vorspringen, sind so angebracht, daß sie durch den normal gerichteten Blutstrom an die Wand gedrückt werden und so den Durchgang offen lassen; bei einem Rückstauen des Blutes aber werden sie durch dieses von der Wand abgedrängt und sperren den Weg. Klappenventile finden sich besonders an Stellen, wo ein Gefäß in ein anderes einmündet; Taschenventile stehen zu zwei, drei oder mehreren auf gleicher Höhe in der Blutbahn und wirken zum Absperren derselben zusammen. Ihre höchste Vollkommenheit erreichen diese Bildungen in den Herzen der höheren Wirbeltiere, wo sie mit erstaunlicher Sicherheit arbeiten.

a) Die Blutbahnen bei den Wirbellosen.

Eine kurze Schilderung des Verhaltens der Saftbahnen und -räume in der Tierreihe wird uns Gelegenheit geben, die allgemeinen Betrachtungen durch Beispiele zu erläutern. Den Coelenteraten fehlt ein Blutgefäßsystem ebenso wie eine Leibeshöhle. Beide vermissen wir auch bei den meisten Plattwürmern, mit Ausnahme der Schnurwürmer. Eine Körperflüssigkeit aber, die die Lücken und Spalten zwischen den Zellkomplexen und Geweben füllt, ist bei ihnen sicher vorhanden; größere Hohlräume, in denen sie sich ansammeln könnte, fehlen allerdings; wohl aber finden sich kleinere, vakuolenartige Ansammlungen derselben, z. B. um die Protonephridien der Bandwürmer. Eine eiweißreiche Körperflüssigkeit findet sich bei den Fadenwürmern, z. B. dem Spulwurm, in dem Raum zwischen Darm und Körperwand; doch fehlt da eine besondere Zirkulation.

Erst bei den Schnurwürmern begegnen wir den Anfängen eines Blutgefäßsystems. Im einfachsten Falle besteht es freilich nur aus einem Paar beiderseits vom Darm längsverlaufender Lakunen, die vorn und hinten miteinander verbunden sind; ein regelmäßig gerichteter Umlauf der Flüssigkeit in ihnen ist noch nicht beobachtet; wahrscheinlich findet nur ein unregelmäßiges Fluten infolge der Körperbewegungen statt. Meist aber kommt dazu noch ein Längsgefäß, das über dem Darme verläuft und vorn wie hinten mit jenen Seitenstämmen verbunden ist; es besitzt kontranktile Wandungen, deren Zusammenziehung seinen Inhalt von hinten nach vorn treiben, während er in den beiden Seitengefäßen wieder nach hinten fließt. So kommt es hier zu einer geregelten Zirkulation.

Von den Würmern mit gut ausgebildeter sekundärer Leibeshöhle besitzen besonders die Ringelwürmer ein hoch entwickeltes Gefäßsystem. Bei den Borstenwürmern ist es mit seinem oft reich entfalteten Gefäßnetz völlig von der Leibeshöhle gesondert: wir haben eine besondere Leibeshöhlenflüssigkeit neben einem meist ganz anders beschaffenen, viel eiweißreicheren Blut. In den Grundzügen bestehen die Blutbahnen aus einem Rücken- und aus einem Bauchgefäß, von denen das erstere über dem Darm, das letztere zwischen Darm und Bauchmark verläuft; sie sind untereinander durch segmental angeordnete Gefäßschlingenpaare verbunden, und das Rückengefäß hängt mit einem ausgedehnten, den

resorbierenden Teil des Darmes überziehenden Blutraum zusammen. Außer dem Rückengefäß, in dem auch hier das Blut von hinten nach vorn getrieben wird, sind oft ein oder mehrere Paare der Gefäßschlingen kontraktil und beteiligen sich am Blutumtrieb. Indem sich die Gefäßschlingen bei den kleineren Formen der dünnen Körperwand eng anschmiegen, kann sich das Blut hier mit Sauerstoff beladen (Abb. 281 A). Die ursprünglichste Anordnung, die z. B. bei Polygordius und Tubifex vorhanden ist, kann sich bei kleinsten Formen noch durch den Verlust der meisten Gefäßschlingen vereinfachen. Wo aber mit zunehmender Körpergröße die Dicke der Leibeswand und der Umfang der Organe sich steigert, genügt die Diffusion zu und von den Hauptgefäßstämmen aus nicht mehr, um den Stoffaustausch in ausreichendem Maße zu erhalten; zu den Darmblutbahnen, die die Ernährung vermitteln, gesellt sich noch eine periphere Gefäßausbreitung: Kapillaren treten in die Körperwand und dringen bis dicht unter das Epithel, ja hier und da in dieses hinein, sie dienen der Atmung (Abb. 281 B.); auch die übrigen Organe, das zentrale Nervensystem und die Muskulatur, werden von feinen Gefäßen durchzogen, ebenso breiten sich an den Nephridien Kapillaren aus, um dort Exkretstoffe abzugeben. So ist z. B. das Gefäßsystem der Regenwürmer beschaffen. Im übrigen dürfte auch bei diesen höheren Formen, wie sie es bei den niederen tut, die Leibeshöhlenflüssigkeit die Vermittlung der Exkretion zum größten Teil übernehmen; die darin enthaltenen Zellen sind jedenfalls, wenigstens in gewissen Entwicklungsstufen, als Phagocyten exkretorisch tätig. Meist steht zwar die Leibeshöhlenflüssigkeit dem Blut an Bedeutung nach; das dürfte z. B. auch daraus hervorgehen, daß sie bei den Regenwürmern unter Umständen zur Befeuchtung der Oberfläche durch rückenständige, segmentale Poren ausgestoßen werden kann. Dort aber, wo das Blutgefäßsystem durch Rückbildung verloren gegangen ist, wie bei manchen Meeresringelwürmern (Capitelliden, Glyceriden, Polycirrhiden), gewinnt sie naturgemäß an Bedeutung, vermittelt auch die Ernährung und Atmung und enthält gefärbte hämoglobinhaltige Zellen, wie sie sonst nur im Blutgefäßsystem gefunden werden.

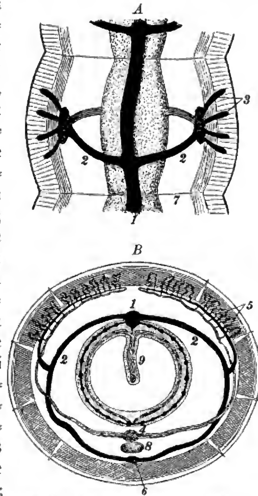


Abb. 281. Gefäßverlauf bei oligochaeten Borstenwürmern.

A Segment eines Süßwasserwurms (Limnodrilus), von der Rückenseite gesehen; B Gefäßapparat eines Segments bei einem Regenwurm (Urochaeta) auf den Querschnitt projiziert.

1 Rückengefäß, 2 Gefäßschlingen, 3 Gefäßknospen, bis in die Epidermis reichend, 4 Bauchgefäß, 5 Gefäßkapillaren in der Körperwand (Muskelschicht), 6 subneurales Längsgefäß, 7 Septum, 8 Bauchganglienkette, 9 Typhlosolis des Darms (vgl. S. 282).
A nach Vejdovski, B nach Perrier.

Unter den Egeln haben wenigstens die Rüsselegel ein von der Leibeshöhle völlig abgeschlossenes Blutgefäßsystem nach Art der Borstenwürmer. Bei den Kieferegeln (z. B. dem Blutegel und Haemopis) sollen zahlreiche Verbindungen zwischen der Leibeshöhle und dem Blutgefäßsystem vorhanden sein. Jedenfalls ist auch hier eine Sonderung von Leitungs- und Diffusionsbahnen eingetreten: weite Bluträume umgeben vielfach die Organe, z. B. den Darm und das Bauchmark, und in die Haut erstreckt sich ein dichtes

Netz feinster Kapillaren, die bis nahe unter die Oberfläche reichen und so der Atmung dienen (Abb. 234, S. 362).

Der enge Anschluß des Blutgefäßsystems an den Darm wiederholt sich auch bei anderen, gewöhnlich zu den Würmern gestellten Abteilungen. So bildet in dem geschlossenen Gefäßsystem der Echiuriden die Wand des den Darm umgebenden Blutsinus wahrscheinlich das umtreibende Pumpwerk. Bei den Brachiopoden, wo die Gefäße nur ein mit der Leibeshöhle zusammenhängendes Lückenwerk im Bindegewebe vorstellen, ist gerade der Darm reich mit solchen ausgestattet, und auch das Herz, ein muskulöser Blindsack, liegt dem Darm an und treibt, unterstützt durch zwei Nebenherzen, das Blut in die Arme und zu den Geschlechtsorganen.

Die Kreislaufsorgane der Gliederfüßler stimmen mit denen der stammverwandten Ringelwürmer insofern überein, als überall ein Rückengefäß mit kontraktilen Wandungen vorhanden ist, in dem das Blut von hinten nach vorn getrieben wird. Grundsätzlich unterscheiden sie sich von diesen aber dadurch, daß auf kürzere oder längere Strecken die Leibeshöhle in die Blutbahn eingeschaltet, das Gefäßsystem also nicht geschlossen und Blut und Leibeshöhlenflüssigkeit identisch ist. Das bewegende Pumpwerk aber ist höher ausgebildet als bei den Ringelwürmern: das Rückengefäß der letzteren ist zu einem „Herzen" mit stärkerer Muskelwandung geworden, das keine zuführenden Gefäße besitzt, sondern sein Blut aus einem von der Leibeshöhle abgetrennten Blutraum, dem Perikardialsinus, erhält; das Blut tritt in das erweiterte Herz durch seitliche, ursprünglich segmental angeordnete Spaltenpaare, die Ostien, die bei der Zusammenziehung des Herzens entweder durch besondere Schließmuskeln (höhere Krebse) oder durch innere, vom Blutdruck bewegte Klappen geschlossen werden. Die Erweiterung des Herzens findet durch besondere Muskeln, bei den höheren Krebsen durch die Perikardialmuskeln, bei den Tausendfüßern und Insekten durch die sogenannten Flügelmuskeln statt; dadurch wird das Blut angesaugt und gelangt unter Ausdrücken der Ostienklappen ins Herz.

Entsprechend seiner Abstammung vom Rückengefäß ringelwurmartiger Vorfahren erstreckt sich das Herz der Gliederfüßler ursprünglich durch den ganzen Körper, eine Ausdehnung, die es bei manchen niederen Krebsen (z. B. Branchipus Abb. 65, S. 101) und Tausendfüßern ganz oder nahezu beibehalten hat. Häufig aber hat der vordere Teil seine Kontraktilität und die seitlichen Ostien ganz verloren und führt nur noch als „Aorta", wie er nach der großen Körperschlagader der Wirbeltiere benannt ist, das Blut dem Kopfe zu, der so mitsamt den Hauptsinnesorganen besonders reichlich mit Ernährungsflüssigkeit versorgt wird; so ist es bei den Insekten und Spinnentieren. Die Ausdehnung des Krebsherzens ist in den einzelnen Ordnungen sehr wechselnd und wird meist durch die Verbreitung der Kiemen am Körper bestimmt, aus denen das Blut zum Herzen strömt: bei den größeren Branchipoden reicht es noch in ursprünglicher Weise durch den ganzen Körper; die Asseln, deren Kiemen am Abdomen sitzen, haben das Herz nur im hinteren Körperabschnitt, die Flohkrebse mit den Kiemen an den Thoraxbeinen haben es nur im vorderen; bei den Stomatopoden, wo die Abdominalbeine die Kiemen tragen, ist auch das Herz im Abdomen am besten ausgebildet, bei den zehnfüßigen Krebsen dagegen liegt das verkürzte Herz im Thorax, da hier die Kiemen Anhänge der Thoraxbeine sind. Auch bei den Spinnentieren liegt das Herz im Abdomen, wo der Sitz der Tracheenlungen ist.

Das periphere Gefäßsystem ist bei den Gliederfüßlern sehr ungleich ausgebildet. Bei den Krebsen, wo das Blut eine hohe Bedeutung für die Atmung als Sauerstoffüberträger hat, besitzen die höheren Abteilungen ein reich verästeltes System von Gefäßen,

die das Blut vom Herzen in den Körper bringen, von wo es durch weite Lakunenräume zu den Kiemen gelangt; von den Kiemen kommt es in den Peribranchialraum und so in das Herz zurück (Abb. 235 A); dieses bekommt also sauerstoffreiches Blut, es ist ein arterielles Herz. Vom Herzen der Spinnentiere gehen zahlreiche Gefäße ab, wenn die Atmung auf lokalisierte Organe, die Tracheenlungen, beschränkt ist; bei Tracheen- oder Hautatmung ist die Zahl der Gefäße geringer. Die Tausendfüßer besitzen bei ihrer Tracheenatmung außer dem Herzen noch ein Bauchgefäß und eine Anzahl weiterer Gefäße, die die Organe versorgen. Bei den Insekten aber macht sich, wie in der Beschaffenheit des Blutes (vgl. oben S. 422), so auch in der geringen Ausbildung des Gefäßsystems die geringe respiratorische Bedeutung des Blutes geltend; außer der Aorta, der Verlängerung des Herzens kopfwärts, sind keine Gefäße vorhanden; das Blut, bei dem es den Unterschied zwischen arteriellem und venösem nicht gibt, bewegt sich lediglich in lakunären Bahnen.

Die Kreislaufsorgane der Weichtiere zeigen in den Grundzügen eine große Gleichförmigkeit. Die sekundäre Leibeshöhle ist auf den Herzbeutel beschränkt und die Blutbahnen sind teils röhrenförmige Gefäße, teils engere und weitere kanalartige Lückenräume im Gewebe. Das Herz, das überall vorhanden ist, stellt einen Sack vor, von dem zwei große Gefäße abgehen, eines nach dem Kopf, das andere an die Eingeweide. Bei allen Mollusken, die paarige Kiemen besitzen, hat das Herz zwei Vorkammern, die das Blut aus je einer Kieme aufnehmen und ihm zuführen (vgl. Abb. 63, S. 98), bei Nautilus mit zwei Paar Kiemen auch zwei Paar Vorkammern. Bei den Schnecken dagegen, wo infolge der Asymmetrie des Körpers eine Kieme rückgebildet ist, bleibt auch nur eine Vorkammer übrig und nur in seltneren Fällen ist ein Rest von einer zweiten vorhanden (Haliotis, Fissurella); auch bei den Lungenschnecken ist nur eine Vorkammer vorhanden. An der Einmündung der Vorkammern in die Herzkammer sind Klappenventile angebracht, die sich bei Kontraktion der Herzkammer schließen. Das Herz liegt gewöhnlich dorsal vom Enddarm, in der Nachbarschaft der Kiemen; bei den Schnecken, wo die Mündung des Darms mit den Kiemen nach der Seite und nach vorn gerückt ist, hat auch das Herz diese Verschiebung mitgemacht, liegt aber neben dem Enddarm. Bei vielen Muscheln und einigen Schnecken umwachsen Herzbeutel und Herz den Enddarm so, daß er von ihnen rings umgeben ist, sie also durchsetzt, eine Erscheinung, deren physiologische Bedeutung nicht klar ist. Das muskelstarke Herz — man kann seine Pumptätigkeit an hellschaligen Schnecken, z. B. Helix fruticum Müll. (Abb. 282) leicht beobachten — empfängt das Blut unmittelbar aus den Kiemen oder Lungen, ist also arteriell, und treibt dasselbe in den Körper, von wo es zu den Kiemen zurückkehrt, nachdem es zuvor die Nieren passiert und dort die auf seinem Wege aufgenommenen exkretorischen Bestandteile abgegeben hat. Bei den Tintenfischen genügt die Kraft des Herzens nicht für das ausgedehnte reich verzweigte Gefäßnetz, in dem, wie bei den Wirbeltieren, die Arterien durch eingeschaltete Kapillarbezirke in die Venen übergehen; es liegen daher an der Basis der Kiemen besondere kontraktile Gefäßabschnitte, die Kiemenherzen, die das Blut durch die Kiemen hindurch zu den Vorkammern des Herzens pumpen.

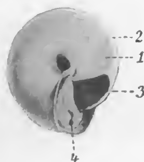


Abb. 282 Lage des Herzens bei der ins Gehäuse zurückgezogenen Staudenschnecke (Helix fruticum Müll.).
1 Herz, 2 „Lungenvene", 3 Niere, 4 Atemloch.

Eine eigenartige Sonderstellung nehmen, wie in allem übrigen, so auch betreffs ihrer Körperflüssigkeit die Stachelhäuter ein. Wir finden hier drei Arten von Körper-

säften, die Leibeshöhlenflüssigkeit, die des Wassergefäßsystems und das Blut. Alle drei enthalten gelöste Eiweißkörper, die beiden ersten nur 0,5—2 %, das Blut aber mehr, und in allen sind amöboid bewegliche Zellen als Blut- oder Lymphkörperchen enthalten, von denen wir schon oben bei Gelegenheit der Exkretion zu sprechen hatten. Die Produktion dieser Zellen geschieht in dem als Lymphdrüse dienenden „Axenorgan" der Leibeshöhle, sowie in den sogenannten Polischen Blasen und Tiedemannschen Körperchen des Wassergefäßsystems. Die drei Flüssigkeitssysteme haben verschiedene Verrichtungen. Dem Wassergefäßsystem kommt außer seiner Haupttätigkeit bei der Körperbewegung (s. oben S. 184) eine mehr oder weniger große Bedeutung für die Atmung zu. Die Leibeshöhlenflüssigkeit spielt meist die Hauptrolle bei der Vermittlung von Atmung und Exkretion: sie füllt jene vorstülpbaren Kiemenorgane, die als Papulae bei den Seesternen, als peristomale Kiemen bei den Seeigeln bekannt sind; sie umspült die Atemkammern (Bursae) der Schlangensterne und die Wasserlungen der Holothurien. Für die Bewegung und Durchmischung der Leibeshöhlenflüssigkeit wird durch verschiedenartige Wimperorgane gesorgt: die ausstülpbaren Kiemen tragen innen Flimmerepithel; die Wimperbänder in den Armhöhlen der Schlangensterne, die „Wimperurnen" an der Leibeswand der Haarsterne und der Synaptiden unter den Holothurien erzeugen Strömungen, und bei den Seeigeln geschieht dies sogar durch freie, sich nach Art der Samenfäden bewegende Zellen. — Das Blutgefäßsystem endlich besteht aus einem Netz enger Lücken in der Bindegewebshülle verschiedener Organe; vor allem umgibt es sehr eng den Darm, und von hier aus gehen größere Stämme hauptsächlich zu den Geschlechtsorganen, aber auch sonst in den Körper. Dem Blut scheint, entsprechend der Lage seiner Bahnen und seinem Reichtum an Eiweißstoffen, vorzüglich die Vermittlung der Ernährung obzuliegen: es übernimmt den Transport der aus dem Darm aufgenommenen Nährstoffe zu den Verbrauchsstellen. Ein sehr primitiver Zustand zeigt sich darin, daß ein bewegendes Pumpwerk, ein Herz, fehlt; nur unregelmäßige und undeutliche Zusammenziehungen der Darmgefäße sind beobachtet, und zwar bisher nur bei den Holothurien. Die Seesterne und Haarsterne scheinen kein Blutgefäßsystem zu besitzen; die Leibeshöhlenflüssigkeit wird hier auch die Vermittlung der Ernährung übernehmen.

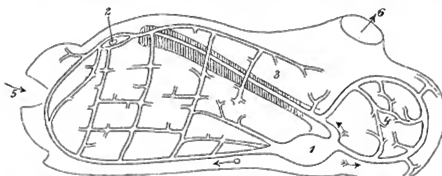


Abb. 283. Anordnung des Blutgefäßsystems bei einer Salpe.
1 Herz, 2 Gehirnganglion, 3 Kieme, 4 Eingeweideknäuel, 5 Einfuhr- und 6 Ausfuhröffnung. Der Blutstrom geht abwechselnd in der Richtung der Pfeile •⟶ und ○⟶. Nach L. S. Schultze.

Ganz besonders eigentümlich gestaltet sich der Kreislauf bei den Manteltieren dadurch, daß das Blut in den Gefäßen nicht immer die gleiche Stromrichtung innehält, sondern abwechselnd nach der einen und nach der anderen Richtung getrieben wird. Das schlauchförmige Herz liegt in der Nachbarschaft des Eingeweidesacks, und es gehen von ihm nach beiden Seiten Gefäße aus, deren Verästelungen ineinander übergehen, so daß eine geschlossene Kreislaufbahn besteht (Abb. 283). Das Herz arbeitet in der Weise, daß zunächst eine Anzahl Kontraktionswellen darüber hinlaufen, die in der Richtung gegen die Eingeweide fortschreiten und das Blut dorthin drängen; dann, nach einer kurzen Pause, beginnen die Einschnürungen des Herzschlauchs auf der den Eingeweiden

zugekehrten Seite und verlaufen in entgegengesetzter Richtung, bis wiederum eine Umkehr geschieht. Selbst das aus dem Körper herausgeschnittene Herz arbeitet in dieser Weise weiter, indem es die Richtung seiner Zusammenziehungen von Zeit zu Zeit wechselt: es scheint diese Kreislaufumkehr auf automatischer Herztätigkeit zu beruhen, da Nervenzellen im Herzen ganz fehlen. Die bei den Salpen vom Herzen gegen den Eingeweidesack ausgehenden Gefäße durchsetzen diesen und die Kiemen und gelangen am anderen Ende zum Hirnganglion; die nach der anderen Seite gehenden versorgen zunächst die ventrale Mantelseite und die Endostylgegend. Bei andauernden Zusammenziehungen vom Eingeweidesack fort wird der Endostylbezirk des Mantels mit nährstoffreichem Blut viel reicher versorgt als Hirnganglion und Kieme, während bei umgekehrter Richtung des Blutlaufs wiederum die letzteren den Vorteil reicherer Ernährung genießen zuungunsten jener; und ebenso ist es mit der Sauerstoffversorgung. Die periodische Umkehrung des Blutstroms hat also wohl die Bedeutung, daß eine gleichmäßige Versorgung der verschiedenen Körperteile erreicht wird.

b) Das Gefäßsystem der Wirbeltiere.

Wenn man die Wirbeltiere von ringelwurmartigen Vorfahren ableitet — eine Annahme, die unter allen Hypothesen über den Ursprung der Wirbeltiere trotz mancher Schwierigkeiten immerhin noch den meisten Beifall verdient — so ist ihr Blutkreislauf insofern mit dieser Ableitung in Übereinstimmung, als bei Ringelwürmern und bei Wirbeltieren das Blut auf der neuralen Seite, d. h. auf der Seite des zentralen Nervensystems, also bei jenen auf der Bauch-, bei diesen auf der Rückenseite, von vorne nach hinten fließt, in einem Gefäße, das zwischen Nervenzentrum und Darm liegt, auf der entgegengesetzten abneuralen Seite jedoch von hinten nach vorn; das treibende Pumpwerk des Kreislaufs liegt beide Male abneural. Aber auch wenn wir uns ganz auf die Betrachtung des Kreislaufs innerhalb der Wirbeltierreihe beschränken, müssen wir ihm eine hervorragende phylogenetische Bedeutung zusprechen. Denn die Anordnung der Gefäße, wie wir sie bei den Fischen im Zusammenhang mit der Kiemenatmung ausgebildet finden, hat sich in zäher Weise vererbt und bildet auch bei den höchsten, ihr ganzes Leben nur durch Lungen atmenden Wirbeltieren, den Reptilien, Vögeln und Säugern, die für den Verlauf der Hauptgefäße maßgebende Grundlage; ja sie wird in der individuellen Entwicklung der Lungenatmer in so auffälliger Weise wiederholt, daß wir in ihr die stärkste Stütze für die Ableitung der letzteren von fischartigen, kiemenatmenden Vorfahren zu sehen haben.

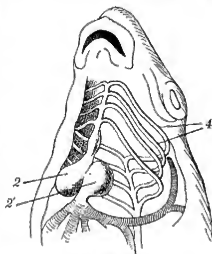


Abb. 284. Schema des Verlaufs der Kiemengefäße bei einem Knochenfisch. 2 Herzkammer, 2' Vorkammer, 4 Kiemengefäße.

Das Herz der Fische liegt unmittelbar hinter und unter dem Kiemenapparat; das einfache Gefäßrohr, dem wir bei Amphioxus an dieser Stelle begegnen und das sich auch in der Embryonalentwicklung der Fische regelmäßig wiederholt, hat beim erwachsenen Fisch einen gebogenen Verlauf genommen und ist in mehrere, durch Einschnürungen getrennte und in der Stärke ihrer Muskelwand verschiedene Abschnitte zerfallen (Abb. 284): der hinterste Teil wird zu dem dünnwandigen Venensinus, in dem sich das Körperblut sammelt; er mündet in die muskulösere Vorkammer, die von der Rückenseite her sich in

die dickwandige Herzkammer ergießt. Das von dieser zu den Kiemen führende Gefäß ist verschieden ausgebildet: der bei den Selachiern sehr lange, mit mehreren Klappenreihen ausgerüstete „Arterienstab“ (Conus arteriosus) ist bei den Knochenfischen rückgebildet; bei diesen schließt sich an den kurzen, klappenführenden Abschnitt der dickwandige Arterienbulbus, und von dessen Fortsetzung, dem Truncus arteriosus, gehen die Kiemenbogengefäße ab. Durch je ein zuführendes Kiemengefäß in die Kiemen geleitet, gelangt das Blut durch die Kiemenkapillaren je in ein abführendes Gefäß, und diese vereinigen sich über dem Schlund zur großen Körperschlagader (Aorta descendens) (Abb. 287 B, 4). Solcher Kiemenbogengefäße oder kurz Aortenbögen sind ursprünglich ebensoviele vorhanden als Visceralbögen, also bei den meisten Fischen sechs (Abb. 287 A). Der erste gehört zum Kieferbogen und somit ursprünglich zur Spritzlochkieme; aber überall, wo diese noch vorhanden ist, wird sie beim erwachsenen Tier sekundär von dem abführenden Gefäße des nächsten Visceralbogens versorgt, erhält also schon sauerstoffreiches Blut; dieser zweite Aortenbogen, zum Zungenbeinbogen gehörig, führt das Blut zu dessen Kieme, also bei den Ganoiden zur Opercularkieme, die folgende zu den meist vier eigentlichen Kiemenbögen. Durch die hohe Ausbildung von Gehirn und Auge wird das Blut der beiden ersten Aortenbögen weniger oder mehr vollständig zum Kopf abgelenkt, und aus ihnen bilden sich die Halsschlagadern oder Carotiden; die ihnen ursprünglich zugehörigen Kiemen verlieren damit an Bedeutung und werden bei den Knochenfischen ganz rückgebildet.

Das Fischherz (Abb. 285 A) ist verhältnismäßig klein und seine Arbeitsleistung dementsprechend gering; die umzutreibende Blutmenge ist nicht groß und wird nur langsam bewegt; bei kleineren Weißfischen finden etwa 18 Zusammenziehungen in der Minute statt. Die Hauptenergie wird für das Durchtreiben des Blutes durch die Kiemenkapillaren verbraucht, die wohl auch einem stärkeren Drucke nicht standhalten könnten; jenseits derselben, an der Aorta, sind nur ganz schwache Pulse bemerkbar. Die Rückbeförderung des Blutes aus dem Körper zum Herzen geschieht nicht durch Druck, sondern durch Saugwirkung: die Wände des Herzbeutels, in dem Vor- und Herzkammer liegen, sind ziemlich starr; eine Zusammenziehung der Herzkammer, wodurch deren Volum verkleinert wird, muß also ein Nachströmen des Blutes in die Vorkammer und so deren Füllung bewirken — das Herz wirkt also als Druck- und Saugpumpe zugleich.

Als Weg des venösen Blutes zum Herzen ist nur in wenigen Fällen ein medianes Bauchgefäß, eine Subintestinalvene wie bei Amphioxus vorhanden; das Blut der Urnieren sammelt sich in zwei seitlichen hinteren Cardinalvenen, aus dem Kopfe führt ein Paar vorderer Cardinalvenen das Blut zurück; die vordere und hintere Cardinalvene jeder Seite vereinigen sich zu einem Cuvierschen Gang, und diese münden in den Venensinus ein, der auch das Blut aus der Leber aufnimmt und das gesamte Venenblut zum Herzen führt. Diese ursprünglichste Anordnung ist aber in der Reihe der Fische vielerlei Abänderungen unterworfen.

Mit dem Aufhören der Kiemen- und dem Eintritt der Lungenatmung erleidet der Blutlauf eine durchgreifende Änderung: es wird das Blut von dem Herzen einerseits durch den Körper und wieder zum Herzen zurück, andererseits durch die Lungen und zum Herzen zurück befördert; so entsteht ein doppelter Kreislauf, ein großer und ein kleiner. Der Übergang ist kein plötzlicher; schon bei den Dipnoërn, den Lurchfischen, geht vom hintersten Aortenbogen jederseits ein Gefäß an die der Luftatmung dienende Schwimmblase, ohne daß dabei die Kiemenatmung beeinträchtigt wird; so bildet sich auch bei den Lungenatmern die Lungenarterie als ein Ast des hintersten Aortenbogens aus

(Abb. 287, *3*); der periphere, in die Aortenwurzel mündende Teil dieses Gefäßbogens bleibt zunächst bestehen und verschwindet sowohl phylogenetisch wie ontogenetisch erst allmählich; er besteht z. B. bei den Schildkröten während des ganzen Lebens, bei den übrigen Sauropsiden und den Säugern wenigstens während des embryonalen Lebens als Botalloscher Gang (Ductus Botalli) fort, eine Verbindung zwischen Lungen- und Körperkreislauf bildend (*7*).

Die Sonderung der Blutbahnen führt allmählich zu einer Sonderung des Herzens in eine Körper- und eine Lungenabteilung, oder in einen arteriellen und einen venösen Teil. Diese Sonderung beginnt an der Vorkammer; durch eine Scheidewand wird sie bei den Amphibien (Abb. 285 B) in zwei Teile getrennt, einen rechten, der das venöse Blut aus dem Körper aufnimmt, und einen linken, der arterielles, sauerstoffreiches Blut aus den Lungen empfängt. In der einheitlichen Herzkammer tritt zwar eine teilweise Mischung der beiden Blutarten ein; da aber die von dort abführenden Gefäße durch eine Scheidewand derart geteilt sind, daß die zu den Lungen führenden weiter rechts,

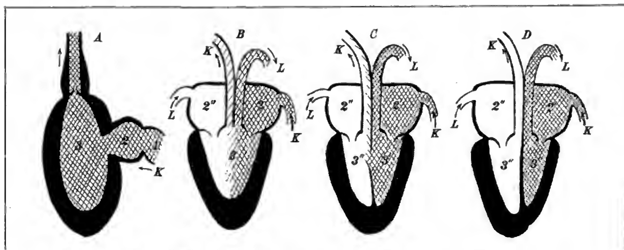


Abb. 285. Gestaltung des Herzens bei den Wirbeltieren, schematisch.
A Fische, *B* Amphibien, *C* Reptilien, *D* Vögel und Säuger.
1 Venensinus, *2* Vorkammer, *2'* rechte, *2''* linke Vorkammer, *3* Herzkammer, *3'* rechte, *3''* linke Herzkammer. Die Pfeile zeigen die Richtung des Blutstroms, *K* vom bzw. zum Körper, *L* von bzw. zu den Lungen. Arterielles Blut ist hell gelassen, venöses Blut doppelt schraffiert, gemischtes Blut einfach schraffiert.

die in den Körper führenden weiter links von der Kammer abgehen, so bekommen die letzteren dennoch aus der linken Kammerhälfte ein mehr arterielles Blut als jene, denen es hauptsächlich aus der rechten Kammerhälfte zuströmt. Bei den Reptilien (Abb. 285 C) ist nicht nur die Vorkammer, sondern auch die Herzkammer mehr oder weniger vollständig durch eine Zwischenwand in zwei Kammern geteilt. Vollendet ist die Trennung bei den Krokodilen; meist aber besteht noch ein Loch in der Zwischenwand und damit eine offene Verbindung zwischen den beiden Herzkammern, so daß dem arteriellen Blut der linken sich venöses aus der rechten Kammer beimischen kann. Die Unvollständigkeit der Trennung hängt aufs engste mit dem Maße der Ausbildung der Lungen zusammen. Bei vollständiger Sonderung eines rechten und eines linken Herzens bzw. eines Lungen- und eines Körperkreislaufs muß, da die Zusammenziehungen der beiden Herzhälften im gleichen Tempo geschehen, mit jedem Herzschlag aus der rechten Kammer ebensoviel Blut durch die Lungen in die linke Vorkammer befördert werden wie aus der linken Kammer durch den Körper in die rechte Vorkammer. So lange aber die Lungen noch nicht so weit ausgebildet sind, daß ihr Kapillarnetz für eine solche Blutmenge Raum genug bietet, muß etwas von dem venösen Blut, das dem rechten Herzen aus dem Körper zugeführt wird,

wieder an den Körperkreislauf abgegeben werden. Dies geschieht teils durch das Loch in der Kammerscheidewand, teils durch den Botalloschen Gang, der die Lungenarterie mit der Aortenwurzel verbindet.

Bei den Vögeln und Säugern (Abb. 285 D) endlich ist das Herz beim erwachsenen Tier stets vollkommen in eine arterielle und eine venöse Hälfte geschieden, und der Botallosche Gang ist völlig rückgebildet; der Körper wird hier also mit rein arteriellem Blut versorgt und das gesamte Blut fließt bei jedem Umlauf ganz durch die Lungen (Abb. 287 E u. F), ein Zustand, der mit der Steigerung der Lebensenergie in beiden Klassen eng verknüpft zu sein scheint. Beim Embryo tritt jedoch, wegen der Unvollkommenheit des Lungenkreislaufs, noch Blut aus der rechten in die linke Herzhälfte hinüber, und zwar hier durch ein Loch in der Vorkammerscheidewand; dies Blut ist jedoch nicht venös, vielmehr bringen hier die Venen, die aus dem Dottersack und der Allantois bzw. aus der Placenta bei den Säugern zum rechten Herzen zurückkehren, Blut mit, das wie an Nährstoffen so auch an Sauerstoff reich ist; denn die Allantois dient sowohl im Ei bei den Vögeln wie auch als Placenta im Uterus bei den Säugern als Atmungsorgan (vgl. S. 414); dies Blut mischt sich dem aus dem Körper zurückströmenden Blut bei, so daß das rechte Herz gemischtes Blut empfängt.

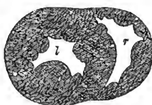


Abb. 286. Querschnitt durch die Kammern des menschlichen Herzens. *l* linke, *r* rechte Kammer. Nach H. v. Meyer.

Da die Strecke, die das Blut im Körperkreislauf zurücklegt, eine viel bedeutendere ist und dabei ein viel größerer Betrag von Widerständen überwunden werden muß als im Lungenkreislauf, so ist die Arbeit, die die linke Herzkammer zu leisten hat, bedeutend größer als die der rechten. Der Blutdruck in jener ist denn auch, nach Messungen am Hund, mehr als $2\frac{1}{2}$ mal so groß als in dieser, und bei der Katze hat ein anderer Untersucher den Druck in der Carotis fünfmal so hoch gefunden als in der Lungenarterie. So stehen also die Lungenkapillaren dort, wo Lungen- und Körperkreislauf völlig getrennt sind, unter verhältnismäßig geringerem Druck als dort, wo die Trennung nur unvollkommen ist; ihre Wände können daher sehr fein sein, ohne daß eine Gefahr daraus entstände, und dadurch wird wiederum der Gasaustausch erleichtert. Die Verschiedenheit in der Arbeitsleistung der beiden Herzkammern findet ihren deutlichen Ausdruck in der Masse der tätigen Muskulatur: die Wand der linken Herzkammer zeigt eine viel größere Dicke als die der rechten, wie ein Querschnitt durch das Herz zeigt (Abb. 286).

Die vom Herzen ausgehenden Gefäße der lungenatmenden Wirbeltiere entsprechen morphologisch bestimmten Aortenbögen der Fische. Dieser Nachweis ist durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen möglich; denn bei den Embryonen der Lungenatmer wird die Gefäßanordnung, wie sie die Fische zeigen, in allen Zügen wiederholt, und die zwischen den einzelnen Aortenbögen auftretenden Kiemenspalten oder Kiementaschen (Abb. 34, S. 66) liefern den vollgültigen Beweis, daß diese Übereinstimmung in der Anordnung nicht etwa neu entstanden ist, sondern auf Vererbung alter Einrichtungen beruht, die funktionell bedeutungslos geworden, morphologisch aber erhalten sind (Abb. 287). Beim fertigen Tier sind die beiden ersten Aortenbögen bis auf geringe Reste stets, der fünfte allermeist geschwunden. Aus dem dritten Aortenbogen entwickeln sich die Blutbahnen, die das Blut dem Kopfe zuführen, die innere und äußere Carotis (*1* u. *2*). Aus dem vierten Aortenbogen wird bei allen Lungenatmern der Gefäßbogen, der das Blut des linken Herzens der Aorta und damit dem Körper zuführt (*4*); bei den Amphibien (C) bleibt er beiderseits bestehen; bei manchen Reptilien (D) entspringt der linke Bogen,

unter Kreuzung mit dem rechten, aus der rechten Herzkammer und führt somit einen Teil des venösen Blutes in die Aorta, während das zum Kopfe gehende Blut nicht vermischt wird. Bei den Vögeln (E) wird der rechtsseitige vierte Bogen zur alleinigen Aortenwurzel, während der linke ganz schwindet, bei den Säugern (F) versorgt umgekehrt der linke Bogen allein die Aorta, der rechte wird unbedeutend und dient nur als Anfangsteil für die Arterie der rechten Vordergliedmaße (Arteria subclavia). Der sechste Aortenbogen liefert überall den Anfang der Lungenarterie (*3*); er ist in seinem Ursprung aus

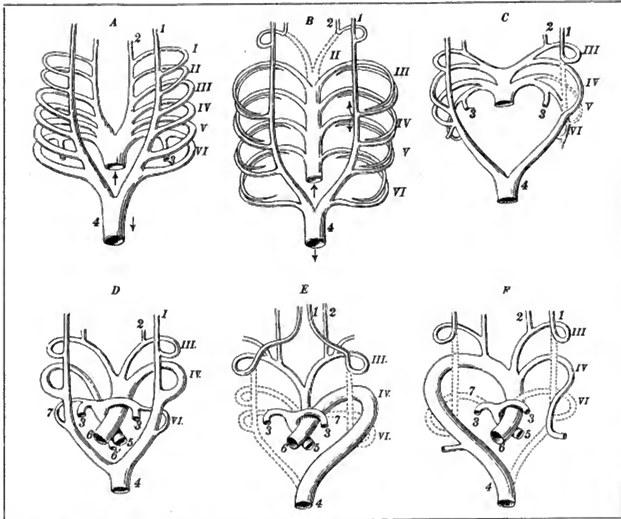


Abb. 287. Schema der Aortenbögen bei verschiedenen Wirbeltierklassen, von der Rückenseite gesehen.
A Grundschema, unter Weglassung der Lungenarterien (*3*) für Selachier geltend, *B* Knochenfisch, *C* Frosch (links junges, rechts erwachsenes Tier), *D* Reptil (neugeborne Eidechse), *E* Vogel, *F* Säuger.
I—VI erster bis sechster Aortenbogen, *1* innere, *2* äußere Halsschlagader (Carotis), *3* Lungenarterie, *4* Körperschlagader (Aorta) *5* Wurzel der Lungenarterien, *6* Aortenwurzel, *6'* rechte Aortenwurzel, *7* Botalloscher Gang.

dem Kammerteil des Herzens von den anderen durch eine Scheidewand getrennt, die sich so dreht, daß das Blut aus der rechten Herzkammer in die dorsal gelegenen Lungenarterien einfließen muß; drei aufeinanderfolgende Querschnitte machen diese Drehung verständlich (Abb. 288). Die dauernde oder zeitweilige Verbindung der Lungenarterie mit der Aortenwurzel, der sogenannte Botallosche Gang, wurde schon oben erwähnt.

Während so im Arteriensystem die gleichen, von den Fischen ererbten Grundzüge durch die ganze Wirbeltierreihe wiederkehren, hat das Venensystem bei weitem mehr Veränderungen erlitten. Zwar während der Fötalzeit finden wir bei den höheren Wirbeltieren dieselben Verhältnisse, wie wir sie oben als Grundlage für die Venen-

anordnung der Fische geschildert haben: die paarigen vorderen und hinteren Cardinalvenen vereinigen sich jederseits zu den Cuvierschen Gängen, die in den Venensinus am Herzen einmünden, ebenso wie die Lebervene, die das in der Pfortader vereinigte und in die Leber geleitete Darmblut von dort dem Herzen zuführt. Sobald aber die Urnieren durch die Nachnieren ersetzt sind, verlieren die hinteren Cardinalvenen, die das Urnierenblut zurückleiten, an Bedeutung; die unpaare untere oder besser hintere Hohlvene, die die abführenden Gefäße der Nachnieren aufnimmt, später auch das Blut aus den hinteren Gliedmaßen erhält und näher am Herzen auch noch durch die Lebervenen verstärkt wird, bildet den Hauptvenenstamm. Die Cuvierschen Gänge verschwinden, indem die beiden vorderen Cardinalvenen sich zur oberen, besser vorderen Hohlvene vereinigen. Auch sonst wird dadurch, daß das Blut im allgemeinen den kürzesten Weg zum Herzen zurück wählt, die Anordnung des Venensystems beeinflußt. Da bei den höheren Wirbeltieren der Venensinus in die rechte Vorkammer einbezogen wird, gelangt das Blut der hinteren wie der vorderen Hohlvene unmittelbar in diese Vorkammer.

Bei den Wirbeltieren ist eine sekundäre Leibeshöhle vorhanden; aber sie ist nicht von Flüssigkeit erfüllt, sondern enthält nur Gase und Wasserdampf. Eine besondere Coelomflüssigkeit ist also nicht vorhanden. Wohl aber unterscheidet man im Wirbeltierkörper neben dem Blut noch eine andere Flüssigkeit, die Lymphe. Durch die feinen Wände der Blutkapillaren in den Organen filtriert nämlich aus dem Blutplasma eine Flüssigkeit hindurch, die nicht ganz die Zusammensetzung des Blutplasmas besitzt, und mit ihr wandern durch feine Lücken in der Kapillarwand weiße Blutkörperchen vermöge ihrer amöboiden Bewegung aus, während die roten Blutkörperchen dazu nicht imstande sind. Die Lymphe durchdringt die Gewebe und führt ihnen Nahrung zu; was davon nicht zur Ernährung verbraucht wird, sammelt sich in Lückenräumen, den sogenannten Lymphgefäßen, die ein durch den Körper weit verbreitetes System bilden. In ihnen finden sich an manchen Stellen Zellwucherungen, die Lymphdrüsen, in denen es zur Neubildung von weißen Blutkörperchen kommt, zum Ersatz für diejenigen, die fortwährend im Dienste des Körpers zugrunde gehen, indem sie teils zerfallen, teils auch durch die Darmepithelien hindurch auswandern. Die Darmschleimhaut ist außerordentlich reich an Lymphgefäßen, deren Ausläufer in die Falten und Zotten hineinragen. Diese sind von hoher Bedeutung für die Ernährung; denn in ihnen wird ein Teil der aufgenommenen Nahrung, speziell das Fett, dem Blute zugeleitet. Die Lymphbahnen sammeln sich nämlich zu Hauptgefäßen, die in die Venen einmünden, und zwar bei den meisten Wirbeltieren an zwei Stellen, in der Schwanzgegend und nahe am Kopfe; bei den Säugern ist nur eine solche Einmündung vorhanden, in der Nähe des Herzens, wo der Druck im Gefäßsystem sehr niedrig ist, in die Vena brachio-cephalica, die das Blut von Kopf und Vordergliedmaßen dem Herzen zuführt. Die ansaugende Wirkung des Blutstroms in der Vene ist, neben der Zusammenziehung der Muskulatur, besonders der des Darmes und der Darmschleimhaut, die Ursache für die allerdings langsame Bewegung der Lymphe; zahlreiche Klappen in den Lymphgefäßen gestatten nur eine Fortbewegung der Lymphe in der Richtung gegen das Herz. Bei Fischen, Amphibien und Reptilien sind außerdem einzelne Bezirke der Lymphgefäße kontraktil und unterstützen die Fortbewegung des Lymphstroms; solche Lymphherzen fehlen bei Vögeln und Säugern. Die Lymphe, die alle Teile des Körpers durchdringt, bildet das eigentliche innere Medium, das milieu intérieur des Wirbeltierkörpers.

l r l r r l VI. III u IV.

Abb. 288. Drei schematische Querschnitte durch die Aortenwurzel, um den Verlauf der Scheidewand zwischen Aorta (l) und Lungenarterie (r) zu zeigen. III, IV, VI dritter, vierter, sechster Aortenbogen.

5. Die Körpertemperatur.

Die Unterscheidung der Vögel und Säuger als warmblütiger Tiere gegenüber den kaltblütigen ist dadurch, daß sie Linné als diagnostisches Merkmal in seinem System verwandt hat, allen geläufig. Die Unterscheidung selbst besteht vollkommen zu Recht, die Benennung aber ist in mehrfacher Hinsicht verfehlt. Einmal ist es nicht das Blut allein, das kalt oder warm ist; auch ist das Blut nicht etwa der besondere Träger der Wärme oder der Ort, wo allein Wärme entsteht. Die Wärme entsteht bei der mechanischen Arbeit z. B. der Muskeln; auch unter Reibung kommt es zu Wärmeentwicklung: so wird fast die gesamte Arbeit des Herzens, soweit sie in der Überwindung der Reibung des Bluts an den Gefäßwänden besteht, in Wärme umgesetzt. Hauptsächlich aber wird Wärme bei den chemischen Zersetzungen frei, die im lebenden Körper fortwährend vor sich gehen, und zwar am meisten in den Teilen, wo die Zersetzungen am regsten sind: es steigt die Temperatur in den Drüsen bei der Sekretion und daher auch in der Darmwand bei der Verdauung, bei geistiger Arbeit im Gehirn, bei vermehrter Oxydation im Blut. Das die betreffenden Organe durchströmende Blut wird dabei freilich erwärmt und kann auf seinem Wege wieder von dieser Wärme abgeben. — Aber auch die sogenannten kaltblütigen Tiere können zeitweilig eine hohe Körpertemperatur haben, unter Umständen, wenn sie etwa von der Sonne bestrahlt werden, so hoch oder selbst höher als die „Warmblütler". Nur ist diese Wärme fast nur von außen aufgenommen, und die Temperatur sinkt sofort, wenn die äußere Wärmequelle versagt; die Wärme der sogenannten Warmblütler dagegen entsteht beinahe ausschließlich im Körper. Man spricht daher besser von wechselwarmen (poekilothermen) und dauerwarmen oder eigenwarmen (homoeothermen) Tieren, insofern als bei den ersteren die Binnentemperatur innerhalb weiter Grenzen steigt und sinkt, meist entsprechend dem Wechsel der äußeren Temperatur, während sie sich bei letzteren, unabhängig von der Außentemperatur, auf nahezu der gleichen Höhe hält.

Da bei den Bewegungen und Stoffwechselvorgängen Wärme erzeugt wird, so kann natürlich auch bei den wechselwarmen Tieren diese Wärme nicht ausgeschaltet sein, und es muß sich ihre Temperatur von der der Umgebung um so mehr unterscheiden, je lebhafter gerade ihr Stoffwechsel ist, je schneller sie sich bewegen, je energischer sie verdauen. Versuche zeigen, daß Blutegel durch die Wärme, die sie bei anhaltenden Bewegungen erzeugen, das Gefrieren des Wassers in ihrer nächsten Umgebung ein Zeitlang hintanhalten können. Kochs besetzte drei Bechergläser, die je ein Liter Wasser enthielten, mit einem, zwei und drei Blutegeln und setzte sie der Winterkälte aus. Bei Annäherung der Wassertemperatur an 0° begannen die Tiere, die vorher wie tot dalagen, sich unausgesetzt zu bewegen. Nach 24 Stunden war der einzelne Egel vom Eis fast umschlossen; die zwei Egel hatten noch einen eigroßen Wasserraum um sich, in dem sie sich bewegten, und wurden erst nach 48 Stunden ganz eingeschlossen; bei den drei Egeln war der Wasserraum nach 24 Stunden noch größer und auch nach 48 Stunden war noch ein solcher, wenn auch von geringer Größe, vorhanden. — Bei den niederen wechselwarmen Tieren mit ihrem geringen Stoffwechsel ist allerdings der Unterschied zwischen Innen- und Außentemperatur sehr gering; so beträgt er bei Coelenteraten 0,2° C, bei Stachelhäutern 0,4°, bei Weichtieren 0,5°. Bei anderen aber kann er zuzeiten ganz bedeutend ansteigen, je nach der Intensität des Stoffwechsels. Während die Temperatur eines ruhenden Insekts die der Umgebung nur wenig übertrifft, steigt sie beim tätigen: bei fliegenden Windenschwärmern (Sphinx convolvuli L.) war bei einer Lufttemperatur von

17° C die Temperatur des Thorax auf 27° C gestiegen; dabei übertrifft sie die des Hinterleibs um 4—6°, ja bis 10°. Bekannt ist, daß im Winter auch bei niedriger Außentemperatur im Bienenhaufen eines Bienenstockes ein Thermometer 12—15°, an der Peripherie des Haufens 7—10° C zeigt; werden die Bienen durch Beunruhigung zu lebhafterer Bewegung gebracht, so steigt die Temperatur noch höher. Ein Frosch zeigt, auch wenn er sich nicht bewegt, bei niederer Außentemperatur eine Binnenwärme, die etwa um 1° C höher ist; an Karettschildkröten (Chelone imbricata Schweigg.) ist ein Überschuß der Binnenwärme über die Wassertemperatur von 0,6—3° C gemessen worden. Der höchste Betrag, um den die Eigenwärme sich gelegentlich über die der Umgebung erhebt, ist bei Amphibien 4—5½°, bei Reptilien 4—8° C; ja Thunfische, die zu den kräftigsten Schwimmern gehören, waren sogar um 10° wärmer als das Wasser.

Bei den dauerwarmen Tieren sind die Temperaturerhöhungen durch Stoffwechselvorgänge nicht bloß etwas Gelegentliches; vielmehr dient stetig ein Teil des Stoffwechsels zur Schaffung und Erhaltung der Eigenwärme. Diese beträgt bei den Säugern etwa zwischen 35 und 40°, bei den meist lebhafteren Vögeln bis zu 45° C. Die Eigenwärme ist nicht bloß das Ergebnis des Stoffwechsels, sie bildet auch die Grundlage für dessen Fortgang: nicht nur daß sie alle chemischen Reaktionen, die dem Stoffwechsel dienen, bedeutend erleichtert, ist sie sogar oft, infolge weitgehender Anpassung des Tierkörpers an die gleichmäßige Binnentemperatur, die Bedingung für das Eintreten dieser Reaktionen. Die meisten dauerwarmen Tiere verfallen bei stärkerer Abkühlung zunächst der Erstarrung, bei längerer Dauer derselben dem Tode. Es lassen sich in der verschiedenen Ausbildung der Wärmeökonomie bei verschiedenen Säugern jetzt noch die Zustände verfolgen, die von ursprünglich wechselwarmen Vorfahren bis zur Höhe konstanter Eigenwärme durchlaufen wurden. Der Ameisenigel (Echidna), der auch in manchen Teilen seines anatomischen Baues und in der Art seiner Entwicklung den Säugerahnen am nächsten steht und gleichsam einen Übergang zu wechselwarmen reptilienartigen Vorfahren bildet, ist auch bezüglich seiner Eigenwärme am niedrigsten organisiert: wenn die Temperatur seiner Umgebung von 5°—35° wechselt, schwankt seine Eigenwärme im gleichen Sinne um 10° C; das ihm nahe verwandte Schnabeltier macht zwar keine so ausgedehnten Temperaturschwankungen mit, aber seine Eigenwärme ist noch verhältnismäßig niedrig. Bei den Beuteltieren begegnen wir schon Einrichtungen, die einer strengeren Regulierung der Binnentemperatur dienen, und diese sind bei den höheren Säugern so ausgebildet, daß sich beim gesunden Menschen z. B. die Temperaturschwankungen in den Grenzen von 1° C halten. Gleichsam eine Reminiszenz an die Zustände wechselwarmer Vorfahren ist der Winterschlaf, in den eine Anzahl Säuger, wie Echidna, manche Insektenfresser, Flattertiere und Nager verfallen, wobei ihre Temperatur fast bis auf + 1° C sinken kann und die Stoffwechselvorgänge außerordentlich verlangsamt sind. Wenn wir den Winterschlaf als Rest von Poekilothermie bei Säugern ansehen, so bestärkt uns darin die Tatsache, daß neugeborne Säuger gegen Temperaturerniedrigung viel widerstandsfähiger sind als erwachsene, also darin noch eine ursprünglichere Eigenschaft bewahrt haben, die sie später verlieren.

Um die Eigenwärme auf gleicher Höhe zu halten, sind besondere Einrichtungen nötig, die einerseits ein Sinken bei niedriger Außentemperatur, andererseits ein Steigen bei äußerer Hitze und lebhaftem Stoffwechsel verhindern. Vor Abkühlung nach außen sind die dauerwarmen Tiere in verschiedener Weise geschützt. Meistens besitzen sie ein dichtes Haar- oder Federkleid, das zwischen seinen Bestandteilen eine Schicht vom Körper erwärmter

Luft festhält, die als schlechter Wärmeleiter den wirksamsten Schutz gegen Ausstrahlung bildet. In kalten Gegenden sind Haar- und Federkleid im allgemeinen mehr ausgebildet, und in den gemäßigten Zonen ist das Winterkleid gewöhnlich dichter als das Sommerkleid. Wassersäuger und tauchende Vögel mit dichtanliegendem Gefieder, bei denen sich im Haar- oder Federkleid keine oder nur eine unbedeutende Luftschicht hält, sind durch eine besonders dicke Fettschicht gegen zu große Wärmeabgabe geschützt. Bei den Vögeln — bei denen in unserem Klima auch die kleinsten Formen mit dem ungünstigsten Verhältnis zwischen Körpermasse und ausstrahlender Oberfläche, wie Goldhähnchen und Zaunkönig, sich der Winterkälte aussetzen, während die kleinen Säuger entweder Winterschläfer sind oder in Schlupfwinkeln der Kälte entgehen — ist offenbar der Wärmeschutz, den die Luftsäcke den inneren Organen, besonders den Baucheingeweiden und dem Herzen, gewähren, besonders hoch anzuschlagen. Ein wirksames Mittel zur Verringerung der Wärmeabgabe ist die Verkleinerung der Oberfläche; unter den Säugern ist sie am auffälligsten bei den ständigen Wasserbewohnern, den Robben und Walen, mit ihrem meist glatt drehrunden Rumpf und den kurzen Gliedmaßen; eine Gestalt wie die Giraffe oder die Gibbons mit größter Oberfläche ist so typisch für die Tropen, wie der gedrungene Moschusochs für den Polarkreis. Viele Säuger kugeln sich wenigstens im Schlaf oder Winterschlaf zu einer Masse mit möglichst kleiner Oberfläche zusammen. Sehr gering ist verhältnismäßig die Oberfläche der Vögel, da die Vordergliedmasse dem Leib glatt angelegt wird; der Fuß, d. h. Lauf und Zehen, die allein eine größere Oberfläche bieten, brauchen nur geringe Blutversorgung, da in ihnen keine blutreicheren Organe, wie Muskeln und Drüsen, vorkommen und nur Sehnen hier verlaufen; sie entbehren daher meist sogar des Federschutzes. — Wechselwarmen Tieren fehlen auch in der gemäßigten und kalten Zone alle solche Schutzmittel gegen Abkühlung.

Aber auch eine Steigerung der Eigenwärme wird für die dauerwarmen Tiere sehr schnell verderblich; schon eine Erhöhung der Körpertemperatur um verhältnismäßig wenige Grade ist tödlich für sie. Um sie vor solchen Schädigungen zu schützen, sind mannigfache Einrichtungen zur Abkühlung vorhanden: bei erhöhter Außenwärme oder gesteigerter Muskelarbeit mehrt sich die Zahl der Atemzüge, so daß das Blut in den Lungen durch vermehrte Verdunstung und Berührung mit der kühleren Luft mehr Wärme abgibt. Durch nervöse Einflüsse wird bei stärkerer Erwärmung die Weite der oberflächlichen Gefäße vermehrt und damit der Blutreichtum an der Oberfläche gesteigert, was eine reichere Wärmeausstrahlung zur Folge hat. Bei denjenigen Säugern ferner, die wie der Mensch eine reiche Menge von Schweißdrüsen besitzen, wird bei starker Erhitzung viel Schweiß produziert, dessen Verdunstung dem Körper Wärme entzieht: das ist die Bedeutung der Schweißabgabe bei Hitze oder großen Anstrengungen. Manchen Säugern aber fehlen Schweißdrüsen ganz, z. B. dem Ameisenigel (Echidna), oder sie haben deren nur wenige, wie die Ratte oder der Hund. Bei letzterem mag auch das lange Heraushängen der Zunge bei starker Erhitzung durch die Verdunstung der Flüssigkeit des Drüsensekretes dazu beitragen, das Blut abzukühlen und damit die gesamte Körpertemperatur herabzusetzen. — Für die Vögel kommt die Abkühlung durch Drüsensekretion in Wegfall: sie besitzen keine Hautdrüsen; dagegen ist ihre innere Fläche dank der Ausdehnung der Luftsäcke viel bedeutender, so daß sie die Abkühlung durch die mehr oder weniger reichliche Einatmung kühlerer Luft regulieren können.

Durch die Fähigkeit, ihre Körperwärme unabhängig von der Außentemperatur auf gleicher Höhe zu erhalten, sind die Vögel und Säuger mit ihrer Eigenwärme den

wechselwarmen Tieren in vieler Beziehung überlegen. Während diese vielfach bei Nacht oder in der kühleren Jahreszeit träge, ja oft unbeweglich werden, während sie durch plötzliche Temperaturumschläge oft in ungeheuren Massen vernichtet werden und ihre höchste Beweglichkeit und äußerste Kraftleistung oft nur im warmen Sonnenschein entfalten können, werden die dauerwarmen Tiere im allgemeinen weder durch den Wechsel von Tag und Nacht, noch durch den der Jahreszeiten in ihrer Lebendigkeit beeinträchtigt und vermögen jederzeit ihrer Nahrung nachzugehen und sich den Nachstellungen ihrer Feinde zu entziehen. Ihre Aussichten im allgemeinen Wettbewerb sind durch solche ausgedehnte Anpassungsfähigkeit sehr erhöht, und ihnen stehen Lebensgebiete offen, die wenigstens den luftatmenden Wirbeltieren aus der Reihe der Wechselwarmen gänzlich verschlossen sind, wie die Polargebiete und die Höhen der Gebirge. Da ferner auch bei großer innerer Wärmeproduktion durch Anstrengungen die Körperwärme durch die Abkühlungsvorrichtungen doch konstant erhalten wird, ist ihre Ausdauer bedeutend gesteigert. Aber diese Vorteile müssen erkauft werden: die dauerwarmen Tiere verbrauchen eine weit größere Energiemenge, und sie müssen, um diese ausgeben zu können, viel reicher ernährt werden; sie sind daher gegen Nahrungsmangel viel empfindlicher als wechselwarme und sterben leicht Hungers, während jene oft erstaunlich lange zu fasten vermögen.

Drittes Buch

Fortpflanzung und Vererbung

A. Die verschiedenen Arten der Fortpflanzung.

Das Leben zehrt den Organismus auf; abgenutzt durch die vollbrachte Arbeit, geht er zugrunde. Es muß daher eine beständige Erneuerung des Lebens stattfinden: wenn die altersschwachen Eltern den Anforderungen des Daseins nicht mehr gewachsen sind, räumen sie der lebensfrischen Nachkommenschaft das Feld, die ihrerseits wieder nach kürzerer oder längerer Zeit einer neuen Generation weichen muß. So folgen beständig Generationen auf Generationen. Aber es ist nicht neues Leben, das da entsteht; sondern in ununterbrochenem Zusammenhange folgt ein Lebewesen dem anderen: die Vorfahren sterben nicht ganz; sie tragen die Grundlage der neuen Generation in sich; in jedem Individuum ihrer Nachkommenschaft lebt ein Stück von ihnen weiter; die alte Flamme des Lebens brennt weiter und wird neu angefacht: es ist keine Neuschaffung, sondern Fortpflanzung des Lebens. „Alles Lebendige stammt von Lebendigem, omne vivum ex vivo." Jedes normale Lebewesen trägt von Natur die Fähigkeit in sich, Nachkommen hervorzubringen. Wie man von einem Trieb der Selbsterhaltung spricht, kann man auch einen Trieb der Arterhaltung feststellen. Aber nicht alle Lebewesen erreichen wirklich den Höhepunkt ihres Daseins, der durch die Fortpflanzung gegeben ist; die Mehrzahl findet meist zuvor durch Nahrungsmangel, Feinde, Krankheiten oder widrige klimatische Verhältnisse ihren Untergang.

Fortpflanzung ist die Entstehung neuer Individuen aus Grundlagen, die von schon vorhandenen Individuen herkommen. Sie kann — und das gilt für Pflanzen wie für Tiere — in recht verschiedener Weise vor sich gehen. An einem kleinen Borstenwurm unserer Süßwasserteiche, der „züngelnden Najade", wie sie wegen des dünnen rüsselartigen Tastfortsatzes am Kopfende genannt wurde (Nais proboscidea aut. = Stylaria lacustris L.) können wir zuzeiten beobachten, wie mitten am Körper eine in der Farbe abweichende Zone entsteht, ein neuer Rüssel sproßt und ein paar Augenflecke auftreten (vgl. Taf. 11); es bildet sich hier ein neues Kopfende. Wenn dies weit genug entwickelt ist, bricht das Tierchen an dieser Stelle entzwei, und wir haben zwei Würmer anstatt des einen, deren jeder durch Wachstum wieder an Segmentzahl zunimmt. So kann es noch öfter weitergehen, ja an den noch nicht abgetrennten Stücken läßt sich häufig schon die Anlage eines neuen Kopfes erkennen; man sieht dann zwei oder drei zukünftige Teilstellen hintereinander am gleichen Tier. Zu anderen Zeiten aber legt dieses Würmchen Eier ab, aus denen sich allmählich junge Würmer entwickeln. So haben wir zwei Fortpflanzungsarten nacheinander beim gleichen Tier. Im ersteren Falle wird die Grundlage für das neue Individuum durch einen Zellkomplex gebildet, dessen Einzelzellen aber nicht etwa die gesamte Nachkommenschaft einer einzelnen Zelle vorstellen. Dies scheint die einfachere Art der Fortpflanzung zu sein, aber sie ist deshalb keineswegs die ursprünglichere oder die verbreitetere; es gibt ganze Tierkreise, wo sie nicht vorkommt, z. B. bei den Gliederfüßern und den Wirbeltieren. Bei den Pflanzen ist sie sehr häufig und uns viel vertrauter; wenn der Gärtner einen Weidenzweig als Steckling zum Weiterwachsen bringt, oder eine Erdbeerpflanze an ihren Ranken neue Pflanzen entstehen läßt,

so ist diese Fortpflanzungsart der Teilung von Stylaria ähnlich. Man bezeichnet sie daher als vegetative Fortpflanzung. Bei der anderen Fortpflanzungsart aber ist es nur eine Zelle, die befruchtete oder unbefruchtete Eizelle, die die Grundlage des neuen Individuums bildet. Sie wird als Fortpflanzung durch Einzelzellen, cytogene Fortpflanzung, bezeichnet und ist bei den vielzelligen Tieren allgemein verbreitet; bei den Einzelligen ist sie die einzige Fortpflanzungsart, da hier naturgemäß nicht ein Zellkomplex die Grundlage eines neuen Individuums bilden kann.

1. Die cytogene Fortpflanzung.

Die cytogene Fortpflanzung ist allen Organismen gemeinsam. Bei den einzelligen Wesen ist im allgemeinen jede Teilung der Zelle zugleich eine Fortpflanzung: es entstehen dabei neue, selbständig lebende, voneinander unabhängige Individuen. Die Vielzelligen entwickeln sich aus dem einzelligen Ei ebenfalls durch Zellteilungen; aber diese Zellen bleiben beieinander, sie bilden einen Zellenstaat; gegenseitig aufeinander angewiesen, gehen sie zugrunde, wenn sie getrennt werden. Die wiederholten Zellteilungen führen hier nur zum Wachstum des Zellenstaates und zur Ausgleichung der Verluste, die durch Abnützung und Tod stark beanspruchter Zellen entstehen. Nur einzelne dieser Zellen, die Geschlechtszellen, sind unter Umständen zu selbständigem Weiterleben fähig und bilden dann die Grundlage für ein neues Individuum.

Von cytogener Fortpflanzung wurden zwei Formen unterschieden, aber nicht nach Besonderheiten der Zellteilung, sondern nach einem hinzutretenden Moment, das mit der Fortpflanzung als solcher nichts zu tun hat, nach dem vorherigen Schicksal der Zelle, die sich teilt. Diese Zelle ist entweder unmittelbar aus einer Zellteilung hervorgegangen, oder sie ist dadurch entstanden, daß zwei Zellen zu einer einzigen verschmolzen sind. Die Protozoën pflanzen sich im allgemeinen durch Zellteilung fort, die sich nach dem Heranwachsen der Teilstücke wiederholt. Zwischen zwei Teilungen aber kann sich von Zeit zu Zeit eine Vereinigung zweier Individuen der gleichen Art einschalten; ihre Zellkörper fließen zusammen, ihre Kerne verschmelzen, und die so entstandene Zelle teilt sich nach einiger Zeit wieder weiter. Solche Verschmelzung heißt Kopulation; die verschmelzenden Zellen werden Gameten genannt, das Produkt der Verschmelzung Zygote. Das Eintreten einer Kopulation ist die fast allgemeine Regel bei der cytogenen Fortpflanzung der vielzelligen Tiere: die Vereinigung von Ei und Samenfaden, die sogenannte Befruchtung des Eies, ist nichts anderes als die Kopulation zweier Zellen. Daß die Zellen hier einander nicht gleichen, daß sie geschlechtlich differenziert sind zu einer weiblichen und einer männlichen Zelle, stellt nur einen besonderen Fall vor und macht keinen grundsätzlichen Unterschied. Man kann daher für die Fortpflanzung mit vorhergegangener Kopulation nicht allgemein die Bezeichnung geschlechtliche Fortpflanzung verwenden, sie paßt nicht für viele Protozoën, bei denen die kopulierenden Zellen keine Unterschiede zeigen, wie Ei und Samenfaden. Daher wählen wir besser die Bezeichnung Gamogonie oder gametische Fortpflanzung. Die cytogene Fortpflanzung ohne vorhergegangene Kopulation heißt im Gegensatz dazu Agamogonie oder agametische Fortpflanzung.

a) Die cytogene Fortpflanzung bei den Einzelligen.

Agamogonie kommt im Tierreich fast ausschließlich bei den Protozoën vor, hier aber ganz allgemein; nur allerprimitivste vielzellige Tiere, die Dicyemiden, haben diese Art der Fortpflanzung von den Protozoën herübergenommen. Als Beispiel dafür wollen

wir eine Amöbe betrachten. Die Teilung der Zelle wird durch Vorgänge am Kern eingeleitet. Im einfachsten Falle tritt eine Kernzerschnürung ein: der Kern zieht sich in die Länge und nimmt Bisquitform an; die beiden Kernhälften treten mehr und mehr auseinander, und die sie verbindende Brücke wird immer dünner, so daß die Form einer Hantel entsteht; schließlich zerreißt die Brücke, die beiden neuen Kerne entfernen sich von-

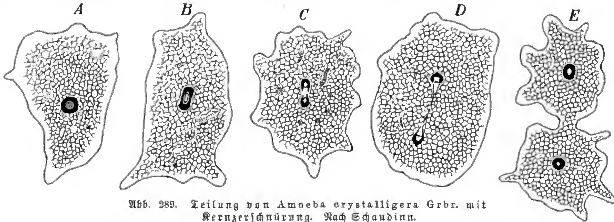


Abb. 289. Teilung von Amoeba crystalligera Grbr. mit Kernzerschnürung. Nach Schaudinn.

einander, und der Kernteilung folgt die Teilung des Zellkörpers durch eine immer tiefer einschneidende Ringfurche. Jeder der beiden Teile ist nun eine neue Amöbe, nimmt Nahrung auf, wächst und teilt sich nach Erreichung einer bestimmten Größe aufs neue. Die obenstehende Abbildung 289 zeigt diese Vorgänge bei einer meerbewohnenden Amöbe (A. crystalligera Grbr.). Nicht immer aber geschieht die Kernteilung so einfach: nicht selten tritt, auch bei Amöben, ein komplizierter Teilungsmechanismus auf: es ordnet sich die färbbare Substanz des Kernes in bestimmter Weise an; mit ihr treten von zwei entgegengesetzten Seiten her garben- oder spindelförmige Fibrillenbündel in Verbindung, und wahrscheinlich durch Zugwirkung dieser Fibrillen wird die eine Hälfte jener Kernsubstanz nach der einen, die andere Hälfte nach der anderen Seite befördert und dort entsteht wieder ein gewöhnlicher Kern daraus. Diese Art der Kernteilung, deren charakteristisches Aussehen wir in Abb. 333 sehen und die uns später noch genauer beschäftigen wird, heißt mitotische, wohl auch indirekte Kernteilung (Mitose, Karyokinese). — Der Teilung des Kernes in zwei braucht die Teilung der Zelle nicht gleich zu folgen; häufig kommt es bei Protozoën vor, daß sich wiederholte Kernteilungen, seien es Zerschnürungen, seien es Mitosen, folgen, so daß zunächst eine vielkernige Zelle entsteht; es grenzen sich schließlich um die Kerne bestimmte Bezirke des Protoplasmas ab, und diese lösen sich als kleine Zellen voneinander los. Abb. 290 zeigt diese Erscheinung für eine Amöbe unseres Süßwassers, Amoeba proteus Pall.: es entstehen also viele kleine Amöben aus einer großen. Obgleich der ganze Vorgang grundsätzlich nicht von der Zweiteilung verschieden

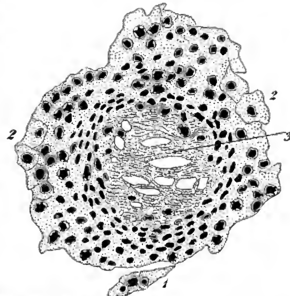


Abb. 290. Schnitt durch eine in Zerfallteilung begriffene Cyste (Cystenwand nicht gezeichnet) von Amoeba proteus Pall.
1 junge Amöben, 2 ebensolche in Ablösung begriffen, 3 zerfallender Protoplasmarest. Nach Scheel.

ist, hat er doch ein durchaus anderes Aussehen: es tritt der Zerfall der Zelle in viele Teilstücke auf einmal auf; man nennt diese Teilung daher Zerfallteilung. Amoeba proteus Pall. vermehrt sich gewöhnlich durch Zweiteilung; dazwischen aber kann es zu solcher Zerfallteilung kommen, der eine Einkapselung der Amöbe unter Abrundung ihres Körpers und Ausscheidung einer festen äußeren Hülle vorausgeht. Was für Verhältnisse das Eintreten der Zerfallteilung veranlassen, ist noch unbekannt.

Bei der gewöhnlichen wie bei der Zerfallteilung sind die Teilstücke gleich groß. Es kommt aber auch vor, daß sich die Zelle in zwei sehr ungleiche Stücke teilt und das größere Stück diese Teilung öfter wiederholt. Es trennen sich gleichsam Knospen von einem Individuum ab. Ein Beispiel einer solchen Knospungsteilung bei einem Sonnentierchen, Acanthocystis, zeigt die Abb. 291.

Die eigentümliche Erscheinung der Kopulation, wodurch die Gamogonie von der Agamogonie unterschieden ist, hat mit der Vermehrung unmittelbar nichts zu tun; sie bedeutet im Gegenteil eine Verminderung der Individuenzahl. Auch hat diese Verschmelzung nicht notwendig eine beschleunigte Folge von Teilungen in unmittelbarem Gefolge, häufig tritt sogar gleich danach das Verschmelzungsprodukt in einen Ruhezustand ein — aber wir werden unten sehen, daß immerhin die Kopulation für die Erhaltung der Teilungsfähigkeit der Zelle von Wichtigkeit ist und daher zur Fortpflanzung in gewisser Beziehung steht.

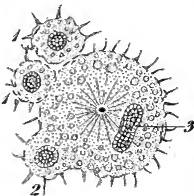


Abb. 291. Knospungsteilung bei Acanthocystis aculeata Hertw. Lesser. 1 schon abgetrennte Teilstücke, 2 ein weiteres, in Abtrennung begriffen, 3 Kern vor der Zerschnürung. Nach Schaudinn.

Die ursprünglichen Zustände der Gamogonie begegnen uns wiederum bei den Protozoën: zwei Individuen, wie sie im Laufe der gewöhnlichen Zweiteilungen entstehen, können miteinander verschmelzen. Die Gameten sind in solchem Falle gleich groß, von völlig gleicher Beschaffenheit, und heißen daher Isogameten; diese Art der Gamogonie heißt Isogamie. Isogamie kommt aber auch dann zustande, wenn gewöhnliche Individuen vor der Kopulation in zahlreichere Teilstücke zerfallen und zwei solche gleich große Teilstücke, gewöhnlich von verschiedenen Individuen abstammend, miteinander verschmelzen. Für beide Fälle seien hier Beispiele angeführt.

Das Sonnentierchen Actinophrys sol Ehrbg., das sich auch durch gewöhnliche Zweiteilung agametisch fortpflanzen kann, zeigt zu gewissen Zeiten die Neigung zu kopulieren (Abb. 292). Zwei Individuen legen sich aneinander, ziehen ihre Pseudopodien ein und umgeben sich mit einer äußeren Gallerthülle und einer besonderen inneren Zystenhülle; innerhalb dieser Hüllen bleiben sie zunächst noch getrennt, und mit ihnen geht eine merkwürdige Vorbereitung vor sich: jedes schnürt auf mitotischem Wege zwei sehr kleine Zellen ab; diese Zellen spielen keine Rolle weiter; es sind die sogenannten Polkörperchen, die wir später noch zu betrachten haben. Die beiden großen Zellen verschmelzen danach, ihre Kerne vereinigen sich, und aus den beiden Sonnentierchen ist eines geworden, das innerhalb der Zystenhülle liegt. Alsbald aber teilt sich dessen Kern wieder, unter Umständen zweimal nacheinander; so entstehen zwei oder vier Tochterindividuen, die sich mit besonderen Zysten umgeben, und nach einigen Tagen Ruhe schlüpft aus jeder von ihnen das junge Sonnentierchen aus, bildet wieder Pseudopodien und lebt weiter.

Für die Isogamie mit vorhergehender Vermehrung der Individuen möge ein Geißeltierchen, Stephanosphaera pluvialis Cohn, als Beispiel dienen. Stephanosphaera ist

ein koloniebildendes Flagellat aus der Gruppe der Volvocineen, von dem acht gleiche Einzelindividuen in einer fast kugeligen Gallerthülle mit fester Oberfläche zusammenliegen. Die agametische Vermehrung geschieht so, daß jedes Einzelindividuum durch drei aufeinander folgende Zweiteilungen in acht Teile zerfällt, die in einer gemeinsamen Hülle zusammenbleiben und eine neue Kolonie bilden. Zuzeiten aber geht die Teilung aller Einzelindividuen weiter: es folgen sich zahlreiche Zweiteilungen, so daß eine große Anzahl kleiner Geißeltierchen entstehen; diese schwärmen aus und konjugieren mit anderen, gleich großen Individuen, die aus einer anderen Kolonie stammen. Die Zygote wächst, kapselt sich dann ein und läßt nach einiger Ruhezeit durch drei aufeinander folgende

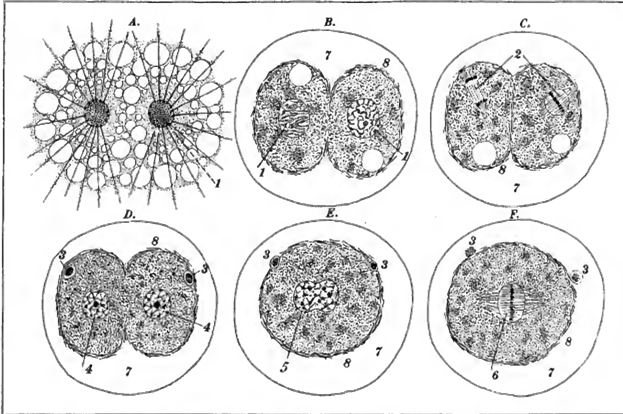


Abb. 292. Kopulation des Sonnentierchens Actinophrys sol Ehrbg.
Zwei freischwimmende Individuen legen sich aneinander (*A*) und enzystieren sich (*B*), indem sie sich mit einer äußeren Gallerthülle (*7*) und einer inneren Zystenhülle (*8*) umgeben. Ihre Kerne (*1*) teilen sich in *C* mitotisch zweimal nacheinander, und es kommt dadurch (*D*) zur Abtrennung je zweier kleiner Zellen (*3*), der sogenannten Polkörperchen (in der Abb. ist nur eines gezeichnet). Die verkleinerten Kerne (*4*) verschmelzen in *E* zum kopulierten Kern (*5*), der sich dann (*F*) mitotisch teilt (*6*) und damit die Teilung der Zygote in zwei neue Individuen einleitet. Nach Schaudinn.

Zweiteilungen wieder eine neue Kolonie aus sich hervorgehen. Isogamie im Zeugungskreis von Trichosphaerium sieboldi Schn. zeigt Abb. 330 IX—XI.

Bei ganz nahen Verwandten von Stephanosphaera, bei Eudorina elegans Ehrbg., finden wir eine andere Art von Gamogonie, die ein besonderes Interesse bietet. Eudorina ist eine kugelige Flagellatenkolonie, bei der 32 Einzelindividuen in der Wand einer Gallerthohlkugel gleichmäßig verteilt liegen. Wenn die einzelnen Individuen eine gewisse Größe erreicht haben, treten sie gleichzeitig in Vermehrung ein und lassen jedes durch fünfmalige Zweiteilung eine neue Kolonie von 32 Zellen entstehen; die neuen Kolonien schwärmen dann aus der Hohlkugel der aufgelösten Mutterkolonie aus; so die agametische Vermehrung. Die Gamogonie verläuft hier anders als bei Stephanosphaera. In einer Eudorina-Kolonie teilen sich alle Individuen nicht nur in 32, sondern in zahlreichere und daher kleinere Teilstücke. Diese schwärmen aus und dringen in andere, un-

veränderte Kolonien ein; dort verschmilzt jedesmal ein solch kleines Teilstück mit einem ungeteilten Individuum der Kolonie, das seine Geißeln eingezogen hat. Die Zygote bildet sich dann innerhalb der Hohlkugel, wie bei der agametischen Fortpflanzung, in eine neue Kolonie um. Hier sind also die Gameten ungleich; man unterscheidet die großen, ungeteilten Individuen als Makrogameten, die kleinen als Mikrogameten; ihre Kopulation wird als Heterogamie bezeichnet. Die Verschiedenheit der Gameten hat eine besondere Bedeutung. Bei der Isogamie schwärmen alle Gameten aus, um einen Paarling für die Kopulation zu suchen. Bei der Heterogamie dagegen behält im allgemeinen nur der Mikrogamet die Bewegungsfähigkeit; das genügt ja, um die Kopulation zu bewerkstelligen; der Makrogamet jedoch bleibt unbeweglich. Die Verkleinerung des einen Gameten erhöht einerseits dessen Beweglichkeit, andererseits ermöglicht sie die Bildung einer größeren Zahl von Gameten aus der gleichen Masse von Material; beides trägt dazu bei, die Begegnung von beiderlei Gameten und somit die Kopulation wahrscheinlicher zu machen. Auf der anderen Seite kann der Makrogamet, wenn er nicht ausschwärmen und einen Paarling suchen muß, viel massiger gebaut sein; er behält die Größe bei, die er als Kolonialindividuum hatte, ja kann unter Umständen noch mehr heranwachsen. Dadurch wird die Zygote von vorherein größer, als das bei der Isogamie meist der Fall ist, und die aus ihr hervorgehenden neuen Individuen bzw. die Kolonie haben um so günstigere Existenzbedingungen. Es ist also zwischen den beiden Gameten eine Arbeitsteilung eingetreten: auf der einen Seite Steigerung der Zahl und der Beweglichkeit auf Kosten des Umfanges, auf der anderen Vermehrung der Größe auf Kosten der Beweglichkeit.

Während bei Eudorina der Größenunterschied zwischen Makro- und Mikrogameten bedeutend ist, gibt es auch andere Formen, wo er viel geringer ist; bei der verwandten Pandorina z. B. sind die beiderlei Gameten nur wenig verschieden. So sind also Isogamie und Heterogamie durch eine Reihe von Zwischenformen verbunden. — Es wurde schon verschiedentlich erwähnt, daß auch die Isogameten, die miteinander verschmelzen, von verschiedener Herkunft sind, also nicht in nahem Verwandtschaftsverhältnis zueinander stehen. Bei Eudorina, wo in einer Kolonie nur Mikro-, in anderen nur Makrogameten entstehen, ist von vornherein die Konjugation von Gameten verschiedener Herkunft schon deshalb gesichert, weil nie Mikro- und Makrogameten mit ihresgleichen, sondern stets die einen mit den anderen konjugieren.

In interessanter Weise ist die Heterogamie bei den Wimperinfusorien abgeändert. Hier legen sich zwei Individuen aneinander und verbinden sich durch eine Plasmabrücke. Nach einer Reihe von vorbereitenden Vorgängen an den Kernen erfolgt in jedem der beiden Individuen eine Kernteilung; von den beiden Teilstücken des Kernes wandert von jeder Seite das eine in den anderen Paarling hinüber und verschmilzt mit dem dort verbliebenen Teilstück des eben geteilten Kernes. Man bezeichnet diese Art der Kopulation als Konjugation. Dieser Vorgang, der sich als gegenseitiger Austausch je einer Kernhälfte darstellt, kommt auf das gleiche hinaus, wie wenn jedes der beiden Individuen sich in einen großen Makro- und einen sehr kleinen Mikrogameten mit verschwindend wenig Protoplasma teilte, und dieser Mikrogamet mit dem andern Makrogameten kopulierte. Das dürfte wohl auch der Ursprung des sonderbaren Vorgangs sein. Nur wird durch diese Abänderung das Auftreten zahlreicher Mikrogameten, wie in anderen Fällen, überflüssig; denn ein Aufsuchen des Makrogameten ist nicht notwendig, der Mikrogamet kann seinen Weg nicht verfehlen. Das Zusammentreten der Individuen wirkt darin wie

die Begattung der Metazoën, die ebenfalls eine geringere Produktion von Mikrogameten, hier Samenfäden, ermöglicht. Zugleich ist die Kopulation zwischen nicht unmittelbar verwandten Gameten auf diese Weise gesichert.

Bei Stephanosphaera und Eudorina waren alle Individuen der Kolonie fähig, agametisch eine neue Kolonie zu bilden, oder sich an der Bildung einer solchen als Gameten zu beteiligen. Anders liegt die Sache bei einer nahe verwandten Form, bei Volvox (Abb. 13 S. 35). Auch Volvox bildet eine Hohlkugel, in deren gallertiger Wandung geißeltragende Einzelzellen von ähnlichem Aussehen wie bei jenen eingebettet liegen: deren Zahl aber ist viel größer, sie beträgt bis 12000, ja nach anderer Berechnung bis 20000. Alle diese Zellen sind wie dort aus einer einzigen Mutterzelle durch fortgesetzte Zweiteilung hervorgegangen. Aber sie sind nicht gleichwertig geblieben: sie können nicht alle der Fortpflanzung dienen. Nur eine kleine Zahl der Zellen entwickelt sich weiter, und diese liegen bei Volvox aureus Ehrbg. zu acht auf die eine Hälfte der Zellkugel beschränkt: sie wachsen an, ziehen ihre Geißeln ein und gleiten dann in den Binnenraum der Kugel. Man bezeichnet sie als Parthenogonidien. Jede von ihnen bildet sich durch Teilung in eine neue Zellhohlkugel um, die oft so lange von der Mutterkugel umschlossen bleibt, bis auch in ihr selbst wieder eine ebensolche Vermehrung vor sich geht. Neben dieser agametischen Vermehrung kommt zeitweilig auch eine solche durch Gamogonie vor. Einzelne Individuen der Kolonie wachsen zu großen, in das Innere gelangenden Zellen aus, den Makrogameten, die sich von den Parthenogonidien dadurch unterscheiden, daß sie, ähnlich wie oben für Actinophrys vor der Kopulation angegeben, ein Polkörperchen abschnüren. In andern nicht zu solcher Größe gelangenden Zellen gehen zahlreiche Teilungen vor sich; sie zerfallen in kleine, geißeltragende Mikrogameten. Diese schwärmen aus und kopulieren mit den Makrogameten. Entweder ist die Bildung von beiderlei Gameten auf verschiedene Volvox-Kugeln verteilt, z. B. bei V. aureus Ehrbg., oder aber, wenn sie in der gleichen Kolonie stattfindet, wie bei V. globator St., schwärmen die Mikrogameten schon aus, ehe die Makrogameten derselben Kolonie ihre volle Entwicklung erlangt haben. Damit ist also eine Kopulation von Gameten gleicher Herkunft erfolgreich verhindert.

b) Die cytogene Fortpflanzung bei den Vielzelligen.

α) Eier und Spermatozoën.

Bei den vielzelligen Tieren kann die Kopulation natürlich nur mit dem einzelligen Zustande verknüpft sein, der bei der cytogenen Fortpflanzung den Ausgangspunkt der Entwicklung bildet; bei den vielzelligen Zuständen bei der vegetativen Fortpflanzung ist Konjugation ausgeschlossen. Wir finden hier nirgends Isogameten; die Arbeitsteilung zwischen den Gameten ist überall, und zwar in weitgehendstem Maße, durchgeführt. Die Makrogameten oder, wie sie hier heißen, Eier sind auch dort, wo sie verhältnismäßig klein sind, große Zellen im Vergleiche zu den übrigen Körperzellen und können in manchen Fällen das Vieltausendfache der Ausmaße gewöhnlicher Zellen erreichen; sie sind in den meisten Fällen unbeweglich. Die Mikrogameten dagegen sind klein, im Vergleiche zu den Eiern winzig, und haben stets Vorrichtungen, die eine mehr oder weniger lebhafte Bewegung gestatten; sie heißen Samenkörper oder Spermatozoën (Spermien). Als Beispiel für den Größenunterschied der beiderlei Gameten seien die Verhältnisse beim Menschen angeführt: das menschliche Ei hat im Durchschnitt 0,003 mm³ (30 Millionen μ^3)

Inhalt, das Spermatozoon nur etwa 12,5 μ^3; jenes ist also mehr als 2 Millionen mal so groß. Die größten Eier, etwa das Eigelb des Straußeneies, sind unendlich viel größer; die größten Spermatozoën erreichen zwar eine bedeutende Länge — sie messen bei einem Muschelkrebschen 5—7 mm, bei dem südeuropäischen Froschlurch Discoglossus pictus Otth. 2¼ mm —, sind aber ganz dünn fadenförmig, so daß ihre Masse immerhin unbedeutend ist. Eier und Spermatozoën stellen jedes eine einzige Zelle vor; ihre Vereinigung, die Befruchtung des Eies, ist nichts anderes als eine Kopulation.

Die Individuen, in denen Eier ausgebildet werden, bezeichnet man bei den Metazoën allgemein als weiblich, diejenigen, in denen Spermatozoën entstehen, als männlich. Aber es gibt auch Fälle, wo beiderlei Gameten im gleichen Individuum entstehen, wie bei unseren Landschnecken oder Regenwürmern; dann spricht man von Zwittern oder Hermaphroditen. Die Bezeichnungen weiblich und männlich könnte man auch auf jene Eudorina-Kolonien und Volvox-Kugeln (V. aureus Ehrbg.) anwenden, die nur Makro- oder nur Mikrogameten hervorbringen, ebenso wie man Volvox globator St., der beides zugleich enthält, Zwitter nennen kann. Die Verschiedenheit der „Geschlechtsprodukte", wie man hier die Gameten nennt, bildet den Grundunterschied zwischen männlichen und weiblichen Individuen und bei vielen niederen Tieren den einzigen Unterschied. Es besteht zwischen den beiden Geschlechtern wohl eine Arbeitsteilung, aber kein Gegensatz, ähnlich dem zwischen positiver und negativer Elektrizität, wie es die Naturphilosophen wohl ausdrückten. Bei zwei kopulierten Heliozoën kann man nicht sagen, die eine Zelle sei männlich, die andere weiblich. Der allmähliche Übergang von Isogameten zu Makro- und Mikrogameten aber, den wir in der oben vorgeführten Beispielreihe wahrnehmen, macht es von vornherein wahrscheinlich, daß auch da, wo die Unterschiede zwischen den beiderlei Geschlechtszellen als sehr große erscheinen, sie doch nur äußerlich sind und sich durch die Arbeitsteilung erklären, daß aber Wesensunterschiede nicht bestehen. Wir werden später auf anderem Wege zu dem gleichen Ergebnis kommen. So sind auch die Unterschiede zwischen den Trägern der beiderlei Geschlechtsprodukte, zwischen Weibchen und Männchen, die bei den höheren Tieren oft so bedeutend sind, erst allmählich in der Tierreihe ausgebildet.

Jedes Ei stellt eine Zelle vor; während dies bei kleinen Eiern ohne weiteres deutlich ist, läßt es sich durch die Untersuchung der Entwicklung auch dort nachweisen, wo es durch die mächtige Massenentwicklung zweifelhaft erscheinen könnte. Die Eier sind meist rund oder oval, seltener von anderer Gestalt. An kleinen Eiern erkennt man leicht die Teile einer Zelle: ihr Protoplasmakörper enthält einen großen Kern, in dem gewöhnlich ein Kernkörperchen sichtbar ist; man findet für diese Teile häufig noch die alten Bezeichnungen Dotter, Keimbläschen und Keimfleck gebraucht. Die Keimzellen, durch deren Wachstum die Eier entstehen, sind anderen Körperzellen an Größe meist nicht viel überlegen. Kleine Eier haben durchaus protoplasmatischen Inhalt. Die bedeutende Größenzunahme so vieler Eier beruht auf der Ablagerung von Nährmaterial, „Nahrungsdotter", im Zellkörper; dieses besteht teils in Eiweißkörpern, teils in fettartigen Stoffen, von denen jene entweder als ungeformte Massen oder in Gestalt von Dotterplättchen, diese als Tropfen, zuweilen von bedeutender Größe, auftreten. Das Wachstum solcher Eier wird meist durch die Tätigkeit von Hilfszellen befördert; sie unterstützen das Ei teils durch Assimilation der von den Verdauungsorganen gelieferten Nährstoffe, die sie ihm in vorbereitetem Zustande übermitteln, teils wird ihre eigene Masse als Nahrung für das Ei verwendet. Bei kleineren Eiern fehlen solche Hilfszellen meist; bei dem kleinen

Säugerei, wo sie auftreten, stammt ihr Vorhandensein von Ahnen her, die dotterreiche Eier produzierten, wie das die übrigen Wirbeltiere und unter den Säugern die Kloakentiere jetzt noch tun. Die Hilfszellen sind in vielen Fällen ebenfalls Keimzellen, Geschwisterzellen der Eier, zu deren Gunsten sie benachteiligt werden; zuweilen treten aber auch andere Zellen in den Dienst der Eier, wie z. B. die Follikelzellen der Insekteneiröhren (Abb. 7 A S. 30).

Die Zahl der Eier steht im engsten Zusammenhang mit den Lebensverhältnissen des betreffenden Tieres. Je günstiger die Aussichten für das Davonkommen der Brut sind, desto geringer braucht die Zahl der Eier zu sein. Je größer der Dottergehalt eines Eies ist, um so weiter kann sich der Embryo auf Kosten des mitgegebenen Vorrats entwickeln; er ist dann, wenn er selbständig auf die Nahrungssuche geht, schon kräftiger, kann unter Umständen länger hungern, vermag sich seine Nahrung sicherer zu verschaffen und feindlichen Nachstellungen leichter zu entgehen. Daher sind in solchen Fällen weniger Eier nötig, um die Erhaltung der Art zu sichern, als wenn die Eier klein und dotterarm sind. So bringt der Flußkrebs, dessen Eier verhältnismäßig groß sind, deren nur etwa 100—300 auf einmal; vom Hummer mit kleineren Eiern liefert ein jüngeres, mit dem Flußkrebs vergleichbares Exemplar von 20 cm Länge etwa 4800 Eier; oder die Forelle (Salmo fario L.) bringt 500—2000 erbsengroße Eier, die verwandte kleine Maräne (Coregonus albula L.) von fast gleicher Größe legt etwa 10000 Eier von 2 mm Durchmesser. Dort, wo Brutpflege das Gedeihen der Jungen sicherer macht, ist die Zahl der Eier geringer: so legt der Stichling (Gasterosteus), dessen Männchen die in einem Nest untergebrachten Eier bewacht, deren nur 80—100; die Groppe (Cottus gobio L.), bei der die Eier in einer vom Männchen gescharrten und verteidigten Grube geborgen werden, legt deren 100—1000; Fische dagegen, die ihre Eier frei an Pflanzen und Steinen ablegen, haben viel größere Eizahlen: der Schlammpeitzger (Cobitis fossilis L.) 100—150 Tausend, der Karpfen 2—7 Hunderttausend, die Aalraupe (Lota lota L.) bis 1 Million. Allerdings sind die Eier der Fische mit geringerer Eizahl größer; immerhin dürfte aber die Stoffleistung bei ihnen im ganzen doch geringer sein; sie wird gleichsam abgekauft durch körperliche Arbeit bei der Brutpflege. Ein Beispiel aus der Insektenwelt zeigt das gleiche; die brutpflegende Holzbiene (Xylocopa violacea Lep.) legt 10—12 Eier, die Nonne (Liparis monacha L.) deren etwa 150. Wo die Brut im Laufe der Entwicklung großen Fährlichkeiten ausgesetzt ist, können nur Arten mit zahlreichen Eiern fortbestehen. Das sehen wir überall bei den Binnenschmarotzern, wo nur ein ganz geringer Bruchteil der Nachkommen wieder den Weg in einen Wirt findet und somit zur Reife gelangt: der Menschenspulwurm (Ascaris lumbricoides L.) z. B. soll nach Eschrichts Berechnung jährlich 64 Millionen Eier ablegen. Allerdings finden sich diese Tiere unter den denkbar günstigsten Ernährungsbedingungen, so daß ihnen die stoffliche Leistung leicht wird. Wie reichliche Nahrung die Eimenge beeinflußt, zeigt die Bienenkönigin, die während ihres Lebens etwa 40—50 Tausend Eier hervorbringt; gut gehaltene Hühner können es bis zu 247 Eiern im Jahre bringen, während sonst kaum ein Vogel mehr als 30 Eier jährlich legt.

Die abgelegten Eier besitzen verschiedenartige Hüllen, die ihnen gegen allerhand Fährlichkeiten Schutz bieten. Soweit die Eier ihre Entwicklung im Innern des mütterlichen Körpers durchmachen, oder durch das Muttertier in lebende tierische oder pflanzliche Gewebe untergebracht werden, wie bei Schlupfwespen oder gallenerzeugenden Tieren, bedürfen sie nur geringen Schutzes und haben nur weiche Hüllen. Mehr gefährdet sind sie bei der Ablage in Wasser oder in feuchten Boden, wo sie von großen und kleinen

Fressern bedroht werden. Wenn die Eier dagegen im Trocknen untergebracht werden, so müssen sie auch noch gegen Austrocknen, gegen mechanische Schädigungen, oft auch gegen Temperaturschwankungen geschützt werden. Eier, die der Hüllen ganz entbehren, sind selten; gewöhnlich haben sie wenigstens eine Zellmembran, hier als Dotterhaut bezeichnet, die von ihnen selbst abgeschieden wird. Eine solche fehlt nur den Eiern der Schwämme, mancher Coelenteraten und einiger Muscheln. Sie kann bei manchen Tieren ziemlich stark ausgebildet sein und die einzige Hülle bilden: so bei den Eiern vieler niederer Wassertiere; das gilt vielfach auch für die starke Zona radiata des Fischeies. — Kräftiger sind gewöhnlich die Hüllen, die von den umgebenden Zellen, den Follikelzellen, schon im Eierstock dem Ei sekundär aufgelagert werden; man nennt sie Chorion. Zu diesen sekundären Hüllen gehören die der Krebseier und der Insekteneier, welch letztere oft eine erstaunliche Härte erreichen und sich oft durch zierliche Felderung oder Bestachelung auszeichnen (Abb. 293). — Schließlich werden dem Ei auf seinem Wege nach außen noch weitere Hüllen beigegeben, die ihren Ursprung der drüsigen Wandung der Eileiter oder anhängenden Drüsen verdanken. Solche tertiäre Hüllen sind z. B. die Gallertschicht, von der die Eier der Froschlurche, der Tritonen und mancher Fische umgeben und oft zu zusammenhängenden Laichmassen verklebt sind, die Gallerthüllen der Eier unserer Teich- und Tellerschnecken (Limnaea, Planorbis) oder die Schleimmassen, die den im Wasser liegenden Laich mancher Insekten (Köcherfliegen, Schnaken) einschließen. Im Vogelei entspricht nur die gelbe Kugel in der Mitte, der sogenannte Dotter, dem Eierstockei und ist von einer Zellhaut umgeben; Eiweiß und Schale entstehen im Eileiter, sind also tertiäre Hüllen, ebenso bei den Reptilien; auch bei vielen Selachiern wird das Ei im Eileiter mit Eiweiß und einer hornartigen Schale versehen, und auch die Eier unserer Landschnecken sind mit beidem versorgt. Das beigegebene Eiweiß ist ein Nahrungsvorrat für die Embryonen.

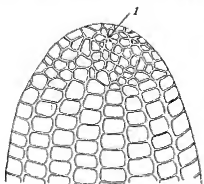


Abb. 293.[1] Oberer Eipol des Kronwickenfalters, Colias hyale L., mit Netzstruktur der Chorionoberfläche und Mikropylapparat (1). Nach Leuckart.

Drüsenkomplexen, die im Eileiter oder an der Ausmündung des weiblichen Geschlechtsapparates stehen, verdanken meist auch jene Hüllen ihr Dasein, die als Kokons eine ganze Anzahl von Eiern und dazu oft Nährmasse oder Nährzellen einschließen: so bei den Strudelwürmern und Saugwürmern, so die Eikapseln mancher Insekten, wie der Gottesanbeterin (Mantis) oder der Küchenschabe. In eigentümlicher Weise werden die Kokons bei den Regenwürmern und den übrigen Oligochaeten und bei den Egeln gebildet. Hier bildet sich zur Zeit der Geschlechtsreife die Oberfläche einer Reihe von Körperringeln zu einem drüsigen Ring um, der durch seine Verdickung auffällt, dem sogenannten Gürtel (Clitellum); zur Eiablage sondert das Tier eine röhrenförmige Sekretmasse ab, zieht sich aus dieser so weit zurück, bis sie die Gegend der Eileitermündung umschließt und dort die Eier aufnimmt, und entleert dann beim weiteren Herausschlüpfen die Spermatozoën aus den Samentaschen über die Eier; schließlich zieht es sich ganz heraus, wobei die offenen Enden der Röhre sich durch die Elastizität ihrer Masse schließen. Die Abb. 294 zeigt einen meerbewohnenden Egel, Pontobdella muricata Lam., bei Bildung des Kokons, der hier auch noch der Unterlage angeklebt wird.

Wo schon im Eierstock eine festere Hülle, sei es als Zellhaut oder als Chorion, um das Ei gebildet wird, da würden die Spermatozoën nicht zur Kopulation mit dem

Ei gelangen können, wenn nicht hierfür eine besondere Eingangspforte in der Hülle bestände; diese nennt man Mikropyle. Mikropylen in der Zellmembran begegnen uns bei Weichtieren (z. B. Muscheln), manchen Stachelhäutern (Holothurien) und vielen Fischen; Mikropylen im Chorion besitzen z. B. die Eier der Tintenfische und vor allem die hartschaligen Eier der Insekten, bei denen zuweilen mehrere Kanäle dicht beieinander die Eischale durchsetzen. Tertiäre Eihüllen enthalten keine Mikropylen; sie sind entweder für die Spermatozoën leicht zu durchbohren wie die Gallerthüllen der Froscheier, oder sie umschließen das Ei erst, nachdem die Befruchtung schon vollzogen ist, wie beim Vogelei.

Wie das Ei so stellt auch das Spermatozoon eine einzige Zelle vor; aber das läßt sich bei dem fertigen Spermatozoon meist nicht unmittelbar erkennen; es ist dazu die Untersuchung früherer Entwicklungsstufen notwendig. Die Mehrzahl der Spermatozoën ist fadenförmig — deshalb die Bezeichnung Samenfäden. Man kann an solchen drei Teilstücke unterscheiden, den Kopf, das Mittelstück und den Schwanz. Der Kopf enthält den Kern und besteht fast ganz aus Kernsubstanz, wohl mit einem dünnen Überzug von Protoplasma. Im Mittelstück ist das Zentralkörperchen enthalten, ein Gebilde, dessen Bedeutung wir später noch kennen lernen. Der Schwanz besteht aus Protoplasma und enthält im Innern einen Achsenfaden, der sich aus einzelnen Fibrillen zusammensetzt; die Beweglichkeit des Schwanzes beruht auf diesen fibrillären Bildungen. Durch Schlängelung des Schwanzes wird der Samenfaden vorwärts getrieben in der Weise, wie das oben für die Schlängelungsbewegung allgemein geschildert wurde. Oft auch (z. B. bei manchen Insekten, Schwanzlurchen, Vögeln) trägt der Schwanz einen leicht krausenförmig aufgefaßten Saum, über welchen Bewegungswellen entlang laufen, eine undulierende Membran; ihr Rand wird von einer kontraktilen Randfaser gebildet, und deren Zusammenziehungen bewirken wahrscheinlich die Wellenbewegungen der Membran; in solchem Falle ist dann die Achsenfaser starr, und die Fortbewegung des Spermatozoons wird nur durch die Membran bewirkt. Die Bewegungsweise wird natürlich durch die gesamte Gestalt des Spermatozoons, durch das Längenverhältnis von Kopf und Schwanz und durch die Gestalt des Kopfes in bestimmter Weise beeinflußt. — Nicht fadenförmig sind die Spermatozoën bei den Fadenwürmern, manchen Krebsen (Abb. 23 S. 53), den Spinnen, Milben und Tausendfüßern; ihre Beweglichkeit ist vielfach beschränkt, und sie werden stets passiv an den Platz ihrer Bestimmung befördert, so daß nur Bewegungen auf kurze Strecken zur Erreichung des Eies und zur Kopulation mit ihm notwendig sind.

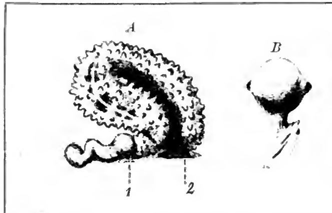


Abb. 294. *A* Pontobdella muricata Lam. bei der Eiablage. *1* die der Unterlage angeklebte Kokonhülle, *2* Endsaugnapf. Etwa ½ nat. Größe. *B* Fertiger Kokon, etwas vergrößert.

Die Formenmannigfaltigkeit der Spermatozoën ist ungeheuer; es wurde schon oben (S. 52) darauf hingewiesen, daß ihre Gestalt nicht bloß für die Gattungen, sondern oft selbst für die Arten charakteristisch ist. Die Längen- und Dickenverhältnisse der einzelnen Abschnitte variieren sehr; besonders aber zeigt der Kopf eine unerschöpfliche Fülle wechselnder Bildungen: bald ist er kugelförmig oder zylindrisch, bald zugespitzt, zuweilen breit und zugeschärft, manchmal dolchförmig, andere Male löffelartig ausgehöhlt oder

schaufelförmig, bei manchen Froschlurchen (Discoglossus) und Selachiern pfropfenzieherartig, bei den Singvögeln durch eine Spiralleiste zu vollkommenster Schraubenähnlichkeit gestaltet. Es mag davon gar manches gleichgültige Variation sein; immerhin aber läßt sich der Gedanke nicht von der Hand weisen, daß viele dieser Eigentümlichkeiten eine Anpassung an das bohrende Eindringen in das Ei vorstellen, und daß das Spermatozoon einer Art zu dem zugehörigen Ei paßt wie der Schlüssel zu einem bestimmten Schloß. Das würde uns eine einleuchtende und faßliche Erklärung dafür bieten, warum die Bastardierung auch verwandter Formen meist so überaus schwierig ist. Leider ist, wie der beste Kenner des Baues der Spermatozoën, Ballowitz, versichert, bisher noch in keinem Falle der Nachweis geführt, daß die „besondere Form durch die besonderen Verhältnisse, unter welchen der betreffende Samenkörper an und in das zu befruchtende Ei gelangt, mechanisch bedingt wird".

Wir wissen also nicht, ob solche mechanischen Beziehungen vorhanden sind. Wenn sie aber in der Tat existieren, so sind sie sicher nicht die einzigen, sondern es gibt noch physiologische Beziehungen komplizierter Natur zwischen Ei und Spermatozoon der gleichen Art, die die Vereinigung beider begünstigen, das Eindringen eines fremden Spermatozoons in das Ei jedoch verhindern. J. Loeb hat bei Bastardierungsversuchen gefunden, daß die Spermatozoën der Seesterne und Schlangensterne in normalem Seewasser überhaupt nicht oder nur äußerst selten in die Eier von Seeigeln eindringen, daß sie aber mit dem Ei wie ein zugehöriges Spermatozoon kopulieren, wenn dem Seewasser bestimmte geringe Mengen Kalilauge zugesetzt werden, und daß das Wirksame dabei die in der Kalilauge enthaltenen Hydroxylionen sind. Es muß also hier die physiologische Natur der betreffenden Geschlechtsprodukte geändert werden, und zwar, wie Godlewski wahrscheinlich macht, hauptsächlich die der Eier, um eine Bastardierung zu ermöglichen. Die zugehörigen Spermatozoën haben daher vor fremden normalerweise das Übergewicht; so hat Lang die Erfahrung gemacht, daß bei Paarung einer Gartenschnecke (Helix hortensis Müll.) mit einer Hainschnecke (H. nemoralis L.), die schon von früher her Samen der eigenen Art in ihrer Samentasche enthielt, die Eier ausschließlich von dem Samen der eigenen, nicht von dem jüngeren Samen der fremden Art befruchtet werden.

Die Masse der produzierten Spermatozoën oder, wie man kurz sagt, des Samens oder Spermas, ist verschieden. Ihre Zahl übertrifft natürlich die der Eier ungeheuer. Denn sie müssen das Ei aufsuchen, damit es zur Kopulation kommt, und die weit überwiegende Mehrzahl wird dabei das Ziel verfehlen und zugrunde gehen; die Befruchtung der Eier ist also nur dann gesichert, wenn ein großer Überschuß von Spermatozoën vorhanden ist. So hat man berechnet, daß der Mensch während seiner zeugungsfähigen Jahre ungefähr 340 Billionen Samenfäden hervorbringt, das macht auf jedes der etwa 400 Eier, die beim Weib während seines Lebens reifen, 850 Millionen Spermatozoën. Im übrigen hängt die Masse des Samens auch von der größeren oder geringeren Gefahr ab, der die Spermatozoën auf dem Wege zum Ei ausgesetzt sind. Bei jenen Tieren, wo sie einfach „auf gut Glück" in das Wasser entleert werden und die Eier dort aufsuchen müssen, ist die Masse der Hoden nahezu ebenso groß wie die der Eierstöcke, so bei den Coelenteraten, den Stachelhäutern, dem Hering. Wo jedoch für die Spermatozoën die Möglichkeit, ihren Weg zu verfehlen, beschränkt ist, da sind geringere Mengen nötig: beim Lachs, der seinen Samen an die Stelle entleert, wo das Weibchen die Eier abgelegt hat, betragen die Hoden 3,3%, die Eierstöcke 23,3% des Körper-

gewichtes, also siebenmal soviel; beim Grasfrosch, der seinen Samen unmittelbar auf die austretenden Eier spritzt, wiegen die reifen Hoden 1,1%, die Eierstöcke 34,8%, also das 30fache, bei der Kröte mit 0,36% Hoden- und 18,5% Eierstockgewicht sogar das 50fache; beim Sperling mit innerer Begattung macht der reife Hoden 2% des Körpergewichts, und die im Jahre gelieferte Eimasse 120%, das wäre das 60fache! Warum beim Regenwurm und Blutegel, obgleich hier Begattung stattfindet, die Masse der Hoden so viel größer ist als die der Eierstöcke — der Regenwurm hat zwei Paar Hoden, der Blutegel gar 9—10 Paar auf ein Paar Ovarien — bedarf noch der Aufklärung.

β) Die Gonaden.

Wie bei Volvox globator St. die Gameten über die ganze Oberfläche der Kugel verstreut entstehen, so gibt es auch niedere Metazoën, wo sie sich überall im Körper bilden können; man spricht dann von einer diffusen Ei- und Samenbildung. Solche kennen wir hauptsächlich bei Schwämmen; im Schwammparenchym werden Zellen, die sich in nichts von den amöboid beweglichen Parenchymzellen unterscheiden, zu Keimzellen und wachsen entweder zu Eiern aus oder teilen sich zu Spermatozoën auf. Auch bei manchen Coelenteraten (z. B. Hydroidpolypen) kennt man eine diffuse Entstehung der Keimzellen, die sich dann aber durch amöboide Bewegung an bestimmten Stellen ansammeln; bei anderen aber bilden sie sich gleich am endgültigen Platz aus, und dies scheint hier das ursprünglichere Verhalten zu sein, während die diffuse Entstehung wohl darauf zurückzuführen ist, daß sie ein schnelleres Reifen der Keimzellen befördert. Bei den Plattwürmern liegen die Anhäufungen der Keimzellen zwar an bestimmten Stellen im Parenchym, sind aber oft nicht scharf gegen die Umgebung abgesondert und bilden noch keine streng lokalisierten Organe. Die übrigen Metazoën jedoch haben stets besondere, bestimmt gelegene und scharf umgrenzte Keimdrüsen, Gonaden. In diesen liegen dann entweder die Keimzellen zu kompakten Haufen beisammen, wie bei den Ringelwürmern und den meisten Gliederfüßlern; oder sie sind flächenhaft in der Wand von Säcken oder auf der Oberfläche von Bindegewebspolstern verteilt, wodurch sie den Vorteil ausgiebigerer Ernährung genießen. Solche Sackgonaden sind bei den Stachelhäutern, Weichtieren und Amphioxus, Polstergonaden bei den Wirbeltieren zu finden. — Bei den Coelenteraten entstehen die Geschlechtsprodukte teils im äußeren (Hydrozoën), teils im inneren Keimblatt (Scyphozoën). Bei den übrigen Metazoën dagegen ist ihre Entstehung auf das mittlere Keimblatt beschränkt; wo eine sekundäre Leibeshöhle vorhanden ist, nehmen die Gonaden ihren Ursprung stets aus deren Epithel.

Die einfachste Art, die Geschlechtsprodukte aus den Gonaden herauszubefördern, ist die Entleerung der Samenfäden in das umgebende Wasser, wo sie entweder die Eier an ihren Bildungsstätten aufsuchen, wie bei den Spongien, oder den ebenfalls ins Wasser entleerten Eiern begegnen. Dann bedarf es keiner besonderen Vorrichtung des ausführenden Apparates: bei den Coelenteraten werden die Geschlechtsprodukte frei durch Bersten der Epithelschicht, die die Gonaden überzieht; bei den Stachelhäutern mündet jede Gonade gesondert nach außen; bei den meerbewohnenden Ringelwürmern enthält jedes Segment, in dem Gonaden vorhanden sind, ursprünglich ein Paar besondere Ausführungskanäle, die sich mit einem Trichter in die Leibeshöhle öffnen und die dort befindlichen reifen Eier bzw. Spermatozoën aufnehmen und ausleiten; sie können sich mit den Nephridien zu einheitlichen Organen verbinden. Wo aber das Sperma nicht beliebig entleert, sondern an einen bestimmten Platz befördert werden muß, sei es auf die

frisch abgelegten Eier, sei es äußerlich an den mütterlichen Körper oder in diesen hinein, da münden überall, wo mehrere Gonadenpaare vorhanden sind, diese nicht mehr gesondert nach außen, sondern es sind gemeinsame paarige Leitungswege vorhanden, die sich vielfach noch vor ihrer Ausführung miteinander verbinden: so ist es bei den Plattwürmern, so bei den Regenwürmern und den übrigen Oligochaeten und bei den Egeln; auch die Insekten kann man hierher rechnen, deren Gonaden zwar einheitlich sind, aber in ihrer Entwicklung zu den segmentalen Coelomsäcken des Embryos in Beziehung stehen und wohl auf zahlreiche, ursprünglich getrennte segmentale Paare zurückzuführen sind. Wo nur eine Gonade oder ein Paar solcher vorhanden ist, wie bei den Mollusken und den Wirbeltieren, da ergibt sich die Einheitlichkeit der ausführenden Gänge von selbst.

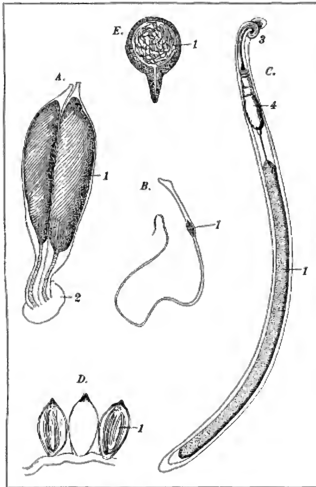


Abb. 295. Spermatophoren

A eines Rollegels (Glossisiphonia heteroclita L.), *B* der Weinbergschnecke (Helix pomatia L.), *C* eines Tintenfisches (Sepia officinalis L). *D* einer Krabbe (Porcellana longicornis), *E* einer Heuschrecke (Decticus verrucivorus L.). *1* Samenbehälter, *2* Basalplatte, *3* Fadenknäuel, *4* Pfropf. Nach Brumpt, Meisenheimer, Milne-Edwards, Grobben und v. Siebold.

Die Gonaden der Wirbeltiere haben sich den Exkretionsorganen angeschlossen und die Geschlechtsprodukte werden durch deren Gänge nach außen geleitet. Nur bei dem Haifisch Laemargus fallen Eier und Samenfäden in die Leibeshöhle und gelangen durch einen abdominalen, hinter dem After gelegenen Porus derselben nach außen; bei manchen Knochenfischen (Salmoniden, Aalartigen) werden wenigstens die Eier auf diese Weise ausgeleitet, während bei den übrigen Knochenfischen das leistenförmige Polster, das die Grundlage des Eierstocks bildet, sich jederseits zu einem Sack zusammenwölbt, der hinter dem After ausmündet. Bei den übrigen Wirbeltieren werden überall die Geschlechtsprodukte durch Teile der Urniere ausgeführt: die Eier stets durch einen vom Urnierengang abgeschnürten Kanal, den sogenannten Müllerschen Gang, der sich mit freier, flimmernder Mündung in die Leibeshöhle öffnet und die dahinein fallenden reifen Eier aufnimmt. Der Hoden dagegen hat sich mit dem vorderen Teile der Urniere verbunden, und der Urnierengang ist dadurch überall dort der gemeinsame Ausführgang für Harn und Samen, wo die Urniere zugleich noch dauernd als Exkretionsorgan (vgl. S. 410 ff.) tätig ist; bei den Reptilien, Vögeln und Säugern aber ist die Urniere ganz in den Dienst des Samentransportes getreten, nachdem die Exkretion von der Nachniere übernommen ist. Mit den Exkretionsorganen gewinnt der Geschlechtsapparat die Ausmündung in den Enddarm, der damit zur Kloake wird; erst bei den Säugern ist eine Trennung des Darmes und des Urogenitalsystems durchgeführt, die Verbindung mit dem Harnapparat aber ist geblieben: „inter faeces et urinam nascimur“.

Im Endabschnitt der Ausführgänge des männlichen Geschlechtsapparates finden sich häufig drüsige Abschnitte, durch deren Tätigkeit Samenmassen in eine Sekrethülle eingeschlossen und so zu Samenkokons, sogenannten Spermatophoren (Abb. 295) vereinigt werden; die Spermotophorenhüllen bilden dann den genauen Ausguß des oft kompliziert gestalteten drüsigen Abschnittes. Auf solche Weise werden die Spermatozoën vor schädlichen Einwirkungen geschützt, wenn sie äußerlich dem Körper des Weibchens angeheftet werden (vgl. Abb. 130 C, S. 204); seltener werden die Spermatophoren unmittelbar in die weibliche Geschlechtsöffnung eingeführt. Solche Spermatophoren werden bei Strudelwürmern und Egeln gebildet; weit verbreitet sind sie bei den Lungenschnecken; bei den Tintenfischen besitzen sie einen komplizierten Bau; einfach dagegen sind sie bei den Krebsen gestaltet; höchst „kunstvolle" Gebilde sind die in der Kloake gebildeten glockenförmigen Gebilde der Wassermolche (Abb. 296), die einem Samenpaket als Sockel dienen.

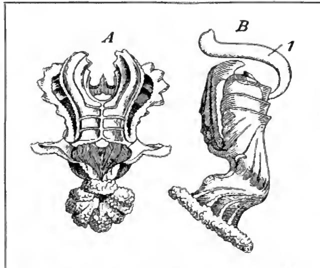


Abb. 296. Samenträger von Molge vulgaris L., *A* von hinten, *B* von der Seite mit der Spermatophore *1*. 5fach vergrößert. Nach Zeller.

γ) Die Einleitung der Befruchtung.

Die Befruchtung der Eier durch Entleerung des Samens frei nach außen kann nur im Wasser stattfinden; sie ist bei einer Reihe von Wassertieren verbreitet: Schwämmen, Coelenteraten, Stachelhäutern, Muscheln, Meeresringelwürmern, Manteltieren, Amphioxus und den meisten Fischen mit Ausnahme der Selachier; Landbewohner, die in dieser Weise ihre Geschlechtsprodukte entleeren, müssen dazu das Wasser aufsuchen, wie die Mehrzahl der Amphibien. Bei den echten Trockenlufttieren, den Insekten, Spinnentieren, Reptilien, Vögeln und Säugern, findet stets eine Begattung statt, wodurch der Same in den weiblichen Geschlechtsapparat übergeführt wird. Es gibt dazu eine Unmenge verschiedener Wege. — Eine überaus bedeutsame Erscheinung, die in vielen Fällen die Grundbedingung für das Zustandekommen der Befruchtung bildet, ist die gleichzeitige periodische Wiederkehr der Fortpflanzungsfähigkeit, d. h. die gleichzeitige Reifung der Geschlechtsprodukte bei Weibchen und Männchen der gleichen Art. Für verschiedene Arten dagegen ist die Fortpflanzungszeit verschieden und weicht oft bei ganz nahe verwandten Formen beträchtlich ab; so fällt die Laichzeit des Grasfrosches (Rana fusca Rös.) auf Mitte März, die des Moorfrosches (R. arvalis Nilss.) 2—3 Wochen später, die des Wasserfrosches (R. esculenta L.) sogar erst auf Mitte Mai. Es sind klimatische und Witterungsverhältnisse, durch die das Eintreten ausgelöst wird; aber weshalb die eine Art unter diesen, die andere unter jenen Bedingungen reif wird, ist uns nach seinem inneren Zusammenhange noch verborgen.

Bei vielen niederen Meerestieren werden Same und Eier ohne weiteres ins Wasser entleert, vielleicht mit der Einschränkung, daß besondere Beleuchtungsverhältnisse, etwa der Eintritt der Dunkelheit (z. B. bei Amphioxus) diese Entleerung auslösen und dadurch ihre Gleichzeitigkeit für die Individuen verschiedenen Geschlechtes gewährleistet ist.

So ist es bei den meisten Coelenteraten, Stachelhäutern, Meeresringelwürmern, Muscheln und Manteltieren. Die Fische finden sich zum Laichen an bestimmten Plätzen zusammen: so steigen die Felchen (Coregonus wartmanni Bl.) an die Oberfläche des Bodensees, die Heringe wandern nach bestimmten Plätzen der Küste, die Barben kommen an die Sandbänke und Kiesufer der Flüsse, alles Mittel, wodurch die Geschlechter zusammengeführt werden. Eine noch größere Sicherheit der Befruchtung und damit der Ersparnis an Material tritt ein, wenn die Ablagestellen der Eier enger beschränkt sind: so legen die Weibchen des Stichlings ihre Eier in ein vom Männchen gebautes Nest, und das Männchen spritzt dort seinen Samen darüber; die Weibchen des Bitterlings (Rhodeus amarus Bl.) bringen mit Hilfe einer langen, zur Laichzeit auswachsenden Legeröhre ihre Eier in die Atemöffnung der Flußmuschel (Unio) hinein und diese gelangen zwischen die Kiemenblätter, wohin der Same des Männchens mit dem Strom des Atemwassers zu ihnen geführt wird. Ja bei den Froschlurchen findet sogar eine äußerliche Vereinigung der beiden Geschlechter statt: das Männchen sitzt auf dem Rücken des Weibchens und ergießt seinen Samen unmittelbar über die aus der Kloakenöffnung austretenden Eier. — In manchen Fällen wird nur der Same ins Wasser entleert, und die Spermatozoën dringen in die weiblichen Gonaden oder in bestimmte Brutbehälter am weiblichen Körper und befruchten dort die Eier; diese durchlaufen dann einen mehr oder weniger großen Teil der Entwicklung im mütterlichen Körper; so ist bei den Schwämmen und den Alcyonaceen unter den Coelenteraten (z. B. Edelkoralle), wo die Eier am Ort ihrer Entstehung befruchtet werden — ferner bei manchen Aktinien und Stachelhäutern, einigen Ringelwürmern (Capitelliden, Spio), einer Reihe von Ascidien und bei den Salpen; diese üben Brutpflege, was im zweiten Bande genauere Besprechung finden wird.

Noch erfolgreicher wird die Befruchtung der Eier dadurch gesichert, daß die Samenmassen im Innern des weiblichen Körpers oder doch nahe der Geschlechtsöffnung an ihm untergebracht werden. Die Vorgänge, die dazu führen, bilden die Begattung. Hier sind einerseits den Spermatozoën Irrwege erspart und schon damit große Stoffersparnis erreicht; andererseits gehen im freien Wasser die Spermatozoën bald zugrunde, wenn sie ihr Ziel nicht erreichen; in den Samentaschen der Weibchen aber, den Receptacula seminis, können sie sich oft sehr lange lebend halten. So bleiben in der Samentasche der Bienenkönigin die Samenfäden von der nur einmaligen Begattung her vier Jahre und länger am Leben; eine Gartenschnecke, die einmal begattet ist, vermag oft auch im nächsten Jahre noch befruchtete Eier abzulegen, und auch beim Feuersalamander (Sal. maculosa Laur.) hat man Samenfäden von der vorjährigen Begattung in der Samentasche lebend nachgewiesen.

Verhältnismäßig einfach verläuft die Begattung bei den Krebsen. Die genauesten Beobachtungen liegen darüber bei den Hüpferlingen (Copepoden) vor: bei den Männchen unserer Cyclops- und Canthocamptus-Arten sind die beiden vorderen Antennen, bei denen der Diaptomus-Arten nur die rechte davon zu einklappbaren Greifwerkzeugen umgebildet, mit denen sie die Weibchen ergreifen, um ihnen eine Spermatophore an das erstere Hinterleibssegment anzuheften, auf dessen Ventralseite die Samentasche mündet; Diaptomus greift dabei die Spermatophore mit dem fünften Schwimmbein und klebt sie nahe der Mündung der Samentasche fest; durch Aufquellen des darin enthaltenen Sekrets wird der Sameninhalt aus der Spermatophore herausgepreßt und fließt in die Samentasche hinein; von dort wird er später auf die am gleichen Segment austretenden Eier entleert, und es kommt zur Befruchtung. Bei sehr vielen Krebsen, auch bei vielen Dekapoden, verläuft die Begattung ähnlich; nur bei Krabben (Maja, Carcinus) wird der

Same direkt in die Endteile der weiblichen Geschlechtswege eingebracht. Auch die Begattung eines Teils der Tausendfüßer, der Chilopoden, geschieht in solcher Weise.

Auch beim Regenwurm werden Samentaschen, die von den weiblichen Geschlechtswegen gesondert liegen, mit Samen gefüllt, und die Befruchtung der Eier geschieht erst nach ihrer Ablage. Der Begattungsvorgang verläuft eigenartig. Die Regenwürmer sind Zwitter, haben also im gleichen Tier sowohl einen männlichen wie einen weiblichen Geschlechtsapparat, und die Begattung ist gegenseitig. Zwei Würmer, mit den Hinterenden meist noch in ihren Löchern verankert, legen sich mit der Bauchseite in entgegengesetzter Richtung aneinander (Abb. 297). Dem Gürtel (s. oben S. 456) des einen liegt jedesmal der 9., 10. und 11. Ring des anderen gegenüber, die Ringe, zwischen denen die beiden Paare von Samentaschen nach außen münden; Schleimmassen, besonders in der Gürtelgegend, verbinden die beiden Tiere miteinander. Vom Gürtel verläuft nach vorn jederseits bis zum 15. Segment, wo die Samenleiter münden, eine Längsleiste, die durch Anspannung der Muskeln hervortritt und beiderseits von einer Längsfurche begrenzt wird; in der oberen Furche verlaufen wellenförmig fortschreitende Muskelkontraktionen von vorn nach hinten. Nach einiger Zeit tritt aus der männlichen Öffnung ein Tröpfchen Samen aus, gelangt in die Leiste und wird durch die Kontraktionen nach hinten befördert; in kurzem Abstande folgt ein zweites, ein drittes und so fort jederseits; sie sammeln sich in der Gegend des Gürtels an und werden dort um die ihm gegenüberliegenden Öffnungen der Samentaschen des anderen Individuums angehäuft; vielleicht wird die Aufnahme des Samens durch Saugen von seiten der Samentaschen befördert. Dann trennen sich die Tiere. Mit den Eiern kommt der Same erst später nach deren Ablage in Berührung: in die vom Gürtel abgesonderte Kokonhülle werden die Eier abgelegt und dann aus der Samentasche Samen hineingeleert; die Befruchtung geschieht also außerhalb des Körpers.

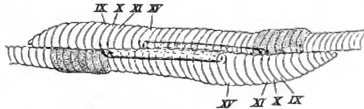


Abb. 297. Regenwürmer in Begattung, schematisch.
Die männlichen Öffnungen befinden sich auf dem 15. Segment (*XV*), die Öffnungen der Samentaschen (Receptacula seminis) in den Furchen zwischen 9. und 10. (*IX*, *X*) und 10. und 11. (*X*, *XI*) Segment. Die dicke Linie mit den Pfeilen zeigt den Weg der Samentröpfchen. Der Gürtel ist punktiert; der von ihm ausgehende, die Würmer vereinigende Schleimring ist nicht gezeichnet.

Während beim Regenwurm wohl eine Begattung, aber keine innere Befruchtung der Eier stattfindet, sehen wir das Gegenteil bei den Wassermolchen (Molge). Nach stunden-, ja bisweilen tagelangem Liebesspiel des Männchens (Abb. 298), bei dem das Weibchen fast untätig ist, folgt das Weibchen dem mit seitwärtsgeschlagenem Schwanz vorankriechendem brünstigen Männchen nach. Dieses hält an und dreht seinen Schwanz so, daß die aufgesperrte Kloakenöffnung frei ist; das Weibchen stoßt mit der Schnauzenöffnung dagegen und im nächsten Augenblick hat das Männchen den Samenträger (Abb. 296) herausgepreßt; es kriecht weiter, das nachkriechende Weibchen schreitet über den Samenträger hinweg und nimmt mit den geöffneten Lippen seines Kloakenwulstes die Samenmasse von der Gallertglocke ab, die als Ganzes zurückbleibt (Abb. 299). Der Same gelangt in das in die Kloake mündende Rezeptakulum des Weibchens und reicht zur Befruchtung von etwa 100 Eiern, worauf das Weibchen aufs neue dem Werben des Männchens nachgibt. — Auch beim Feuersalamander nimmt das Weibchen das Samenbündel von dem Samenträger ab, den das Männchen abgelegt hat; am Lande jedoch kann hier auch eine direkte Übertragung des Spermas in die Kloake des Weibchens stattfinden.



Abb. 298. Episode aus dem Liebesspiel des Kammolchs (Molge cristata Laur.).
Das Männchen springt vor die Schnauze des langsam vorwärts kriechenden Weibchens und vertritt ihm förmlich den Weg, wobei es heftig mit dem Schwanze schlägt

Am häufigsten geschieht die Übertragung des Samens bei der Begattung so, daß er von der männlichen Geschlechtsöffnung unmittelbar in die weibliche übergeleitet wird. Das ist schon möglich beim bloßen Aufeinanderpressen der beiden Öffnungen; so geschieht z. B. die Begattung bei den meisten Vögeln. Häufig aber ist das Ende des Samenleiters muskulös und kann vorgestülpt werden; es bildet ein Begattungsorgan, einen Penis, der in die weibliche Geschlechtsöffnung eingeführt wird und so das Einbringen des Samens



Abb. 299. Unten ein Weibchen von Molge cristata Laur., das die Samenmasse von dem Samenträger abnimmt, oben ein anderes, das ein Ei zwischen ein eingefaltetes Blättchen legt.
Ein abgelegtes Ei ist 1,5 cm senkrecht unter der vierten Vorderzehe dieses Tieres gezeichnet.

in den weiblichen Geschlechtsapparat sicherer gestaltet. In solcher Weise ist das Begattungsorgan gebaut bei den Plattwürmern, den Egeln und den Schnecken; manche Borstenwürmer des süßen Wassers haben, entsprechend der paarigen Öffnung der Samenleiter, einen paarigen Penis, wie Lumbriculus variegatus Gr. oder Stylodrilus. Bei den Insekten wird der Penis nicht als vorstülpbares Endstück des Samenleiters gebildet, sondern er legt sich in Gestalt zweier Primitivzapfen an, die sich spalten und mit ihren medialen Teilen zum Penisrohr verschmelzen, während die beiden lateralen Stücke zu den sogenannten Valvae werden, die dem Penis seitlich anliegen. — Unter den Fischen haben fast nur die Selachier ein Begattungsorgan; es ist entstanden durch Umbildung von Abschnitten der Bauchflossen, die zu beiden Seiten der Kloakenöffnung liegen. Ähnliche Umbildung haben die Bauchflossen bei manchen Zahnkärpfchen unter den Knochenfischen erfahren. Wo bei den Wirbeltieren sonst ein Begattungsorgan vorkommt, differenziert es sich aus der vorderen Kloakenlippe. Dort nehmen die paarigen ausstülpbaren Zapfen der Eidechsen und Schlangen ihren Ursprung, die im ausgebildeten Zustand an der Hinterwand der Kloake liegen und in der Ruhe in diese eingestülpt sind; bei der Begattung wird nur einer davon in die Kloake des Weibchens eingeführt; er trägt eine Rinne, die wahrscheinlich der Überleitung des Samens dient. Aus gleicher Grundlage entwickelt sich, unter Hinzukommen eines unpaaren ektodermalen Abschnittes, der unpaare Penis der Krokodile und Schildkröten, dem sich derjenige der Laufvögel und Entenvögel anschließen läßt; er springt von den ventralen Kloakenwand nach hinten vor und trägt auf der Dorsalseite eine Rinne, die der Leitung des Samens dient. Diesen Bildungen ähnelt das Begattungsorgan bei den Kloakentieren: der Samenweg des Penis ist hier zum Rohr geschlossen; dieses ist aber nicht die unmittelbare Fortsetzung des Harn- und Samenweges, des sogenannten Sinus urogenitalis, sondern dieser mündet in die Kloake, und nur bei der Begattung tritt seine Mündung mit dem Samenkanal des Penis in Verbindung, während der Harn durch die Kloake seinen Weg nimmt. Bei den übrigen Säugern, wo ja die Ausmündung des Harn- und Geschlechtsapparates vor den Enddarm gerückt und von dem After geschieden ist, schließt sich der Samenkanal des Penis unmittelbar an den Sinus urogenitalis an und wird somit zum Harn- und Samenweg zugleich. Überall bei den Wirbeltieren zeichnen sich die Begattungsorgane durch ein reichentwickeltes Schwellgewebe aus, das sich für die Begattung mit Blut füllt und damit eine Vergrößerung und Versteifung des Gliedes bewirkt. — Allgemein wird das Begattungsglied, nicht nur der Wirbeltiere, während der Geschlechtsruhe in einer Grube, einer Höhle oder einem Hautüberzug geborgen, wodurch die reizbaren Teile geschützt werden und ihnen die nötige Erregungsfähigkeit erhalten wird.

Einiger sonderbarer Fälle von Begattung wäre noch zu gedenken, bei denen das Begattungsorgan zu der Mündung des Samenleiters in gar keiner örtlichen Beziehung steht. Bei den Spinnen nämlich wandelt sich das Endglied der Kiefertaster (Pedipalpen) beim Männchen zur Zeit der Geschlechtsreife in eigenartiger Weise um: es bekommt einen blasenförmigen Anhang, der im einfachsten Falle umgekehrt birnförmig, meist aber mit allerhand Fortsätzen und Anhängen viel komplizierter gestaltet ist (Abb. 300); mit der letzten Häutung kommt dieser Apparat zum Vorschein. Er wird an der Mündung des männlichen Geschlechtsapparats mit Samen gefüllt und dann von dem Männchen in die weibliche Geschlechtsöffnung eingeführt, wo er den Samen abgibt. Das Spinnenmännchen nimmt also gleichsam eine Masse Samen „in die Hand“ und bringt sie an ihren Bestimmungsort.

Damit vergleichbar ist die Begattung der Tintenfische. Bei den Männchen ist hier ein Arm in besonderer Weise verändert: er bleibt kürzer als die übrigen, ist seiner ganzen Länge nach von einer Rinne durchzogen und besitzt ein spatelartiges Ende (Abb. 301 A);

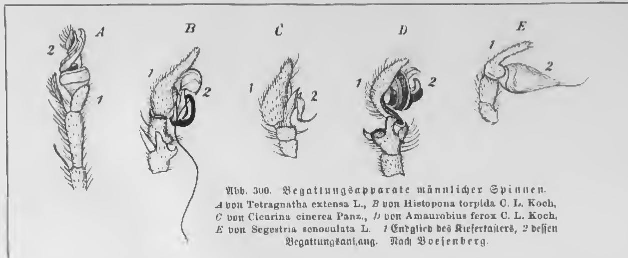


Abb. 300. Begattungsapparate männlicher Spinnen. *A* von Tetragnatha extensa L., *B* von Histopona torpida C. L. Koch, *C* von Cicurina cinerea Panz., *D* von Amaurobius ferox C. L. Koch, *E* von Segestria senoculata L. *1* Endglied des Kiefertasters, *2* dessen Begattungsanhang. Nach Boesenberg.

meist ist es der vierte Arm der linken Seite, bei Octopus und Eledone der dritte rechtsseitige. Bei Octopus ist beobachtet, daß das Männchen diesen Arm, während es die übrigen angezogen hält, mit der Spitze in die Mantelhöhle des in einiger Entfernung sitzenden Weibchens einführt und dort Spermatophoren an der Mündung des Eileiters,

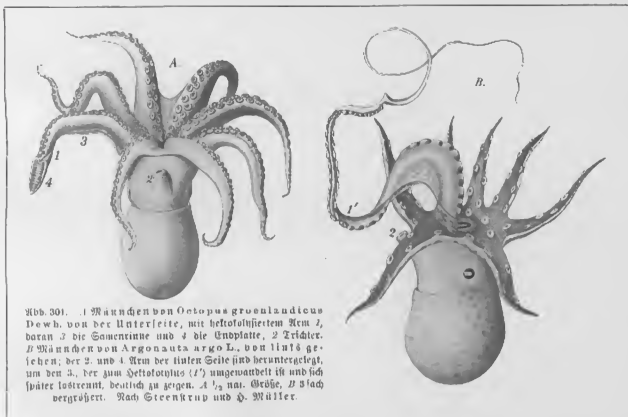


Abb. 301. *A* Männchen von Octopus groenlandicus Dewh. von der Unterseite, mit hektokotylisiertem Arm *1*, daran *3* die Samenrinne und *4* die Endplatte, *2* Trichter. *B* Männchen von Argonauta argo L., von links gesehen; der 2. und 4. Arm der linken Seite sind heruntergelegt, um den 3., der zum Hektokotylus (*1′*) umgewandelt ist und sich später lostrennt, deutlich zu zeigen. *A* $^1/_2$ nat. Größe, *B* 3fach vergrößert. Nach Steenstrup und H. Müller.

die auf einer Papille liegt, befestigt; Racovitza vermutet, daß die Spermatophoren von der Papille des Samenleiters in die Armrinne und von dort durch Kontraktionswellen der Muskulatur an das Ende des Armes befördert werden. Sie gelangen in den Endabschnitt des Eileiters; infolge der Quellung durch das Meerwasser in der Mantelhöhle explodiert die Spermatophore und ergießt ihren Sameninhalt in den Eileiter, wo er

die Eier auf dem Wege nach außen befruchtet. In anderen Fällen sind die Spermatophoren schon vorher am Begattungsarm befestigt. Dadurch wird der ganz wunderbare Vorgang ermöglicht, daß dieser Arm, mit Sperma beladen, sich vom Körper des Männchens loslöst, wie ein besonderes Tier selbständig eine Zeitlang umherschwimmt und dabei ein Weibchen aufsucht, in dessen Mantelhöhle er eindringt. So ist es bei Argonauta (Abb. 301 B) und den Philonexiden; bei ihnen findet man in der Mantelhöhle des Weibchens oft mehrere, bis zu vier solcher männlichen Arme. Das Nervensystem ist bei einem solchen Arme nicht höher ausgebildet als bei jedem der übrigen; was ihn auf seinem Wege leitet, ist uns ein Rätsel. Kein Wunder aber, daß man früher diese Arme für vollständige Tiere, Schmarotzer des Tintenfischweibchens und später für deren Männchen gehalten und ihnen den Gattungsnamen Hectocotylus gegeben hat; der Name ist ihnen auch jetzt geblieben, und die nicht abtrennbaren Begattungsarme der übrigen Tintenfische bezeichnet man daher als hektokotylisiert.

Während in den bisher betrachteten Fällen der Same in Samentaschen oder in das Ende des Eileiters eingebracht oder doch in deren Nähe angeheftet wurde, kommt bei einzelnen Tieren eine durchaus andere Art der Begattung vor. Lang beobachtete zuerst bei polykladen Strudelwürmern (Cryptocelis alba Lang), daß Spermatophoren an einer beliebigen Stelle wie ein Spieß in die weiche Haut eines anderen Individuums eingepreßt wurden; ihr Sameninhalt gelangt in das Körperparenchym und dringt schließlich bis zu den Eiern vor; die Spermatophorenhülle fällt ab, und die Wunde heilt. Bei anderen Polykladen (den Pseudoceriden, z. B. Thysanozoon) ist die Begattung noch einfacher; ein Individuum bohrt einem anderen den Penis an einer beliebigen Stelle durch die Haut und ergießt den Samen ins Parenchym. Auch bei Rädertieren (Hydatina senta Ehrbg.) ist beobachtet, daß der Penis des Männchens die Körperhaut des Weibchens durchbohrt und der Same in den Leib eingespritzt wird; die Spermatozoën gelangen in den Eierstock, indem sie dessen Wand durchbohren, und befruchten die Eier. Schließlich wird auch bei manchen Egeln die Begattung derart vollzogen, daß eine Spermatophore äußerlich der Haut eingebohrt wird: ihr Inhalt gelangt in die Leibeshöhle und Blutgefäße, und eine Anzahl der Spermatozoën kommen schließlich in den Eierstock und befruchten die Eier. Diese Art der Begattung ist bei unseren Egeln für Herpobdella, Piscicola und eine Anzahl Glossisiphoniden festgestellt; bei Hirudo und Haemopis wird der Same durch Einführung des Penis in die weibliche Öffnung eines anderen Individuums übertragen; Protoclepsis tesselata Müll. bildet insofern einen Übergang, als hier nicht der Penis, sondern eine Spermatophore in die weibliche Geschlechtsöffnung eingeführt wird.

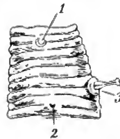


Abb. 302. Stück der Bauchseite von Herpobdella atomaria Car., mit männlicher (1) und weiblicher (2) Geschlechtsöffnung und eingepreßter Spermatophore (3). Nach Brandes.

Die Begattungsorgane sind nicht nur in den verschiedenen Klassen und Ordnungen der Tiere verschieden gebaut, sondern sie variieren auch, besonders bei den höher stehenden Tieren wie Gliederfüßlern und Wirbeltieren, innerhalb der einzelnen Gruppe fast ebensosehr wie die Samenfäden. Die Begattungsorgane der Säuger z. B. unterscheiden sich durch Anwesenheit oder Fehlen des Penisknochens und der Endverdickung der Schwellkörper, der sogenannten Eichel; sie zeigen im übrigen ungemein wechselnde Form: der Penis des Igels ist zylindrisch mit Anschwellung am Ende; die Rutenspitze vieler Wiederkäuer ist in einen linksgelegenen, fadenförmigen Fortsatz von verschiedener Länge ausgezogen, an dessen Ende die Harnröhre mündet; beim Lama ist die Spitze sehr unregel-

mäßig mit zwei ungleichen Fortsätzen; korkzieherartig gestaltet ist die Spitze bei einem Moschustier (Tragulus meminna Erxl.) und bei dem madagassischen Insektenfresser Centetes; eine kurze schraubenförmige Windung zeigt die Rutenspitze beim Eber; beim Meerschweinchen sitzen an der Harnröhrenmündung in einem tiefen Blindsack zwei Stacheln, die bei der Schwellung des Penis frei hervorragen, und ähnlich ist es bei der Springmaus (Dipus); die Hauskatze hat am distalen Teil des Penis ziemlich scharfe, rückwärts gerichtete Stacheln. Kurz, diese Bildungen sind so verschieden, daß man die einzelnen Arten geradezu nach dem Begattungsglied des Männchens bestimmen könnte. Das gleiche gilt z. B. für den Penis der Schmetterlinge oder für die Anhänge der Kiefertaster bei den Spinnen.

Es erhebt sich hier eine Frage, wie wir sie ähnlich schon angesichts der Artverschiedenheiten bei den Spermatozoën erörtert haben: steht die spezialisierte Form des männlichen Begattungsorgans in mechanischer Beziehung zu entsprechender Ausbildung der weiblichen Geschlechtsöffnung, derart daß nur dies eine Begattungsglied in die weibliche Öffnung der zugehörigen Art hineinpaßte? Bei den Schmetterlingen geht, nach Petersens Untersuchungen, in einzelnen Fällen die gegenseitige Anpassung des männlichen und weiblichen Apparates so weit, daß eine Kreuzung nahe verwandter Arten dadurch unmöglich gemacht wird; bei ferner stehenden Arten ist das natürlich noch weit häufiger der Fall. So zeigte die Beobachtung von Begattungen zwischen nahe verwandten Schwärmern, Sphinx elpenor L. als Männchen und Sph. porcellus L. als Weibchen, daß sich die Paare trotz größter Anstrengung nicht voneinander trennen konnten. Bei den Spinnen ist die weibliche Geschlechtsöffnung mit einer Umrahmung ausgestattet, die bezeichnenderweise Schloß genannt wird und zu der der Tasteranhang des zugehörigen Männchens wie ein Schlüssel paßt. Auch bei den Säugern sind in einigen Fällen solche Beziehungen bekannt: die Spaltung des Penis bei vielen Beuteltieren entspricht offenbar der doppelten Scheide, die bei diesen Formen vorhanden ist; die schraubenförmige Rutenspitze des Ebers paßt genau in das gleichfalls gedrehte Lumen des unteren Uterusabschnittes; Hornzähne und Stacheln dienen zur Reizung der Schleimhaut. Aber in vielen anderen Fällen ist bei den Säugern eine solche Übereinstimmung nicht zu finden. Schon die Längenverhältnisse sind ungemein verschieden: während bei Pferd und Tapir der Penis wegen seiner bedeutenden Länge und Dicke die ganze Scheide ausfüllt, ist er bei manchen Wiederkäuern sehr dünn im Vergleich zur Weite der Scheide, und bei der Katze steht die Kürze des Penis zur Länge der Scheide in auffälligem Mißverhältnis. Es scheint hier eine freie Variation zu herrschen, die in hohem Grade von der Anpassung an die Verhältnisse des anderen Geschlechtes unabhängig ist. Eines wird ja stets durch Selbstregulierung gewährleistet: wenn bei einem Männchen das Begattungsorgan eine Form annimmt, die es zum Eindringen in die Scheide der artzugehörigen Weibchen unfähig macht, so bleibt dieses Männchen ohne Nachkommen, kann also jene Eigentümlichkeit nicht vererben. Solche beständige Kontrolle eines variablen Organs ist es vielleicht, die zu so genauer Anpassung führt, wie sie bei manchen Schmetterlingen und Spinnen behauptet wird.

δ) Bastardierung.

Obgleich nun in der Beschaffenheit der Geschlechtsprodukte selbst und in dem Bau der Begattungsorgane Momente genug vorhanden sind, die eine Kreuzung verschiedener Tierarten verhindern oder mindestens erschweren, kommen solche dennoch vor zwischen Arten derselben oder verwandter Gattungen, und zwar nicht gerade selten. Bei den

meisten Wirbellosen scheinen allerdings Bastarde zu fehlen. Künstliche Bastardierungen sind freilich, besonders bei Stachelhäutern, vielfach vorgenommen und haben auch zuweilen bis zur Bildung von Larven geführt; dagegen ist die Aufzucht der Larven zu den fertigen Tieren auch bei normaler Befruchtung hier unmöglich; es ist also keine Gewißheit zu erlangen, ob solche Bastardlarven auch wirklich dauernd lebensfähig sind. Sehr gering ist die Zahl der Bastarde, die bei Weichtieren bekannt sind. Nach Kobelt kommen solche vielleicht zwischen Helix ligata Müll., lucorum Müll. und pomatia L. vor; experimentell ist die Möglichkeit der Kreuzung zwischen unserer Hain- und Gartenschnecke, Helix nemoralis L. und hortensis Müll., durch Lang sichergestellt, ja es ist nicht ausgeschlossen, daß solche Bastarde hie und da auch freilebend vorkommen. Was die Gliederfüßler angeht, so sind hier bisher nur wenige Bastarde gefunden, außer bei den Schmetterlingen. Fritz Müller vermutet in einer Meereichel den Bastard zwischen Balanus armatus Fr. Müll. und B. improvisus Darw. var. assimilis Darw.; der Copepode Cyclops distinctus Rich. ist vermutungsweise als Kreuzungsform von Cycl. fuscus Jur. und C. albidus Jur. angesehen worden, doch fehlt eine experimentelle Bestätigung. In Nordamerika bastardieren sich, wie es scheint, zwei Arten von Grasheuschrecken aus der Gattung Trimerotropis dort, wo ihre Verbreitungsgebiete zusammenstoßen. Aus der Reihe der Netzflügler kennt man einen im Freien gefangenen Bastard zwischen Ascalaphus cocajus W. V. und A. longicornis L., und in Ägypten soll sich die Honigbiene Apis mellifica L. mit A. fasciata Latr. kreuzen. Dagegen sind über 100 Schmetterlingsbastarde mit Sicherheit bekannt; einige sind Kreuzungen von Tagfaltern (Colias edusa Fab. ♂ × C. hyale L. ♀, Parnassius delius Esp. ♂ × P. apollo L. ♀ u. a.), einige von Spannern, die allermeisten jedoch von Schwärmern, z. B. Abendpfauenauge und Pappelschwärmer (Smerinthus ocellata L. × Sm. populi L.) und Spinnern (z. B. den Sichelflüglern Drepana curvatula Bkh. ♂ × D. falcataria L.), und zwar sind diese zum größten Teile künstlich gezüchtet, und nur einzelne sind im Freien angetroffen. Paarungen verschiedener Insektenarten sind, besonders bei Käfern, aber auch bei Libellen und Heuschrecken, nicht selten beobachtet; aber von einem Erfolg solcher Paarungen ist nichts bekannt.

Weit häufiger als bei den Wirbellosen kommen bei den Wirbeltieren Bastarde vor. Unter den Fischen kennt man solche aus den Familien der Weißfische und der Lachsartigen, bei den Schollen und den Sägebarschen (Serranus); Weißfischbastarde werden bei uns nicht weniger als 26 verschiedene aufgezählt, von denen die Karpfkarausche (Cyprinus carpio L. × Carassius carassius L.) zu den häufigsten gehört; künstlich sind vor allem die Lachsartigen verbastardiert worden, bei denen ja künstliche Befruchtung so allgemein von den Züchtern ausgeführt wird, z. B. unsere Bachforelle (Salmo fario L.) mit dem amerikanischen Bachsaibling (S. fontinalis Mitch.). Von Amphibien findet sich eine Kreuzung der Molge marmorata Latr. der Mittelmeerländer mit dem Kammolch (M. cristata Laur.) im freien Zustande; sie wurde früher als besondere Art (M. blasii De l'Isle) beschrieben, ihre Bastardnatur ist aber neuerdings experimentell bewiesen. Bastarde von Froschlurchen dagegen sind freilebend nicht bekannt; nur unter Anwendung von allerhand Vorsichtsmaßregeln hat man durch künstliche Befruchtung der Eier Bastarde von Teich- und Moorfrosch (Rana esculenta L. ♂ × R. arvalis Nilss. ♀ und umgekehrt) sowie solche der Wechsel- und Erdkröte (Bufo variabilis Pall. ♂ × B. vulgaris Laur. ♀) züchten können. Reptilienbastarde sind nicht mit Sicherheit nachgewiesen. Dagegen kommen solche bei den Vögeln in größter Zahl vor; besonders Enten- und Gänseartige, Hühnervögel, und zwar vor allem Fasanen, Kegelschnäbler (Finken) und Tauben sind oft

zu erfolgreicher Begattung gebracht. Man kennt auch eine ganze Anzahl frei vorkommender Bastarde: so das Rackelhuhn, eine Kreuzung von Auer- und Birkhuhn, Bastarde der Drosselarten und solche der Raben- und Nebelkrähe. Von Säugerbastarden sind die zwischen Pferd und Esel allgemein bekannt: das Maultier vom Eselhengst aus der Pferdestute, und der seltener gezüchtete Maulesel, vom Pferdehengst aus der Eselstute. Auch Zebras sind neuerdings zu Kreuzungen benutzt, sowohl mit Pferden wie mit Eseln. Von Wiederkäuern kennt man eine Anzahl Bastarde; Nagetiere liefern ebenfalls solche, und die Kreuzung von Feld- und Schneehase (Lepus europaeus L. × L. timidus L.) wird in Skandinavien zuweilen freilebend gefunden. Am meisten neigen Raubtiere und Affen zu Kreuzungen, und in den Tiergärten werden solche nicht selten herbeigeführt; so kennt man Bastarde von Löwe und Tiger, vom Eisbär und braunem Bär, vom Haushund mit verschiedenen wilden Hundearten, ferner solche von Pavianen, Mandrill mit Meerkatze, Makaken und ähnliche.

Eine sehr bemerkenswerte Eigentümlichkeit der Bastarde ist es, daß ihre geschlechtlichen Funktionen fast regelmäßig beschränkt oder gänzlich gestört sind. Nur sehr wenige Bastardformen sind untereinander fruchtbar, und diese Fruchtbarkeit ist fast stets geringer als die der Elternarten; etwas häufiger ist Fruchtbarkeit mit den Elternarten oder Verwandten der Elternarten, und die so erhaltenen „Blendlinge" können unter Umständen miteinander Nachkommen erzeugen. Am häufigsten aber ist, soweit ein Urteil möglich ist, gänzliches Fehlen der geschlechtlichen Leistungsfähigkeit. Lang erhielt bei fünf Kreuzungen der Bastarde Helix nemoralis L. × hortensis Müll. nur einen einzigen Nachkommen. Bei den Schmetterlingen scheint eine Fruchtbarkeit der Bastarde unter sich gar nicht vorzukommen; aber Bastardmännchen lassen sich zuweilen mit Weibchen der Elternarten kreuzen, und die Blendlinge sind untereinander fruchtbar. So bekam Standfuß Nachkommenschaft von Saturnia-Blendlingen, die aus einer Rückkreuzung der Bastarde von Saturnia pavonia L. ♂ × S. spini Schiff. ♀ mit dem Weibchen von S. pavonia L. stammten. Beachtenswert ist, daß bei den Schmetterlingsbastarden Sterilität der Weibchen viel häufiger ist als die der Männchen, und weibliche Bastarde, die mit Männchen der Stammarten rückgekreuzt werden können, ergeben, wenn sich überhaupt Brut entwickelt, nur Männchen. — Vollkommene Fruchtbarkeit durch mehrere Generationen scheinen die Bastarde von Lachs und Bachforelle (Salmo salar L. ♂ × S. fario L. ♀) zu besitzen; von den Karpfkarauschen scheint ebenfalls Nachkommenschaft erzielt zu sein; andere Weißfischbastarde sind aber wohl nur bei Rückkreuzung mit den Elternarten fruchtbar. Unter den so zahlreichen Vogelbastarden sollen der Gänsebastard Anser anser dom. L. × A. cygnoides L. und der Stieglitz-Kanarienbastard fruchtbar sein. Rückkreuzungen mit Elternarten oder deren Verwandten sind eher fruchtbar: so erzielte im Berliner Zoologischen Garten ein männlicher Bastard Ibis melanocephala Lath. ♂ × Platalea minor ♀ Nachkommen mit Platalea ajaja L. ♀. Unter den Säugern scheinen völlig fruchtbare Bastarde nicht bekannt zu sein; die Kreuzungen zwischen Hund und Schakal, deren Nachkommen durch vier Generationen fruchtbar waren, kommen nicht in Betracht, da unser Haushund keine reine Art ist, sondern höchst wahrscheinlich Schakalblut enthält; bei den oft dafür angeführten Hasen-Kaninchen oder Leporiden, Bastarden zwischen Lepus europaeus L. × L. cuniculus L., sind Rückkreuzungen mit den Elternarten untergelaufen. Rückkreuzungen sind öfter fruchtbar, so von Maultier- und Mauleselstute mit Pferde- oder Eselhengst.

Die Ursache dieser Unfruchtbarkeit der Bastarde ist mehrfach untersucht worden. Bei den Bastarden Smerinthus ocellata L. ♂ × S. populi L. ♀ zeigen sich hochgradige Un-

regelmäßigkeiten und Mißbildungen der inneren und teilweise auch der äußeren Geschlechtsorgane; bei den männlichen Bastarden sind vor allem die Ausführungsgänge mißgebildet, die Hoden zwar normal gestaltet, aber stets kleiner, zuweilen sehr klein und die Bildung der Spermatozoën gestört; bei anderen Schmetterlingsbastarden können die Männchen normal beschaffen sein. Dagegen sind die Geschlechtsorgane bei den Weibchen des Smerinthus-Bastards in noch höherem Maße verkümmert als die der Männchen, besonders fehlen stets die Eierstöcke; dazu kommt das Auftreten von Spuren sekundärer männlicher Geschlechtsmerkmale in der Form mehr oder weniger rudimentärer männlicher Geschlechtsanhänge an der Hinterleibsspitze. Bei anderen Schmetterlingsbastarden kommen äußerlich gut ausgebildete Weibchen vor; sie produzieren aber nur wenige verkümmerte Eier, oder sie legen anscheinend normale Eier ab, denen eine, wenn auch beschränkte, Entwicklungsfähigkeit zukommt, wie die Weibchen von Drepana curvatula Bkh. ♂ × D. falcataria L. ♀. — Die Untersuchung von Vogelbastarden hat Störungen in der Samenproduktion ergeben. So stehen die Hoden eines Entenbastardes (Cairina moschata L. ♂ × Anas boschas dom. L. ♀) zwar in der Größe dem normalen Erpelhoden nicht nach, aber die Samenbildung bleibt durch den Mangel weiterer Teilungen auf einer frühen Entwicklungsstufe stehen. — Beim Hengst von Maultier und Maulesel fehlen im Ejakulat, d. h. in der bei der Begattung ausgespritzten Flüssigkeit, die Spermatozoën, oder sie sind in unausgebildetem oder deformiertem Zustande vorhanden. Ein völliges Fehlen der Spermatozoën zeigte sich auch bei einem Zebroidenhengst (Equus caballus L. ♂ × E. chapmani Layard ♀), und die Untersuchung des Hodens ergab, daß hier nicht einmal Entwicklungszustände der Samenfäden vorhanden sind. Dagegen sind weibliche Bastarde mancher Arten der Säuger und Vögel bei Rückkreuzung mit den Elternarten fruchtbar. Die Ursachen für diese Verkümmerung gerade der Geschlechtsorgane bei den Bastarden, und zwar bei Schmetterlingen vorwiegend der Eierstöcke, bei den Säugern und wohl auch Vögeln dagegen der Hoden, sind nicht bekannt. Was an Vermutungen darüber ausgesprochen wurde, ist so wenig durch Tatsachen gestützt, daß es hier besser unerörtert bleibt.

Die Bastarde aus derselben Kreuzung sind oft recht variabel, z. B. viele Weißfischbastarde, und ihre Formen schwanken zwischen den beiden Eltern hin und her. Wenn sie aber konstant sind, so stellen sie wohl Zwischenformen zwischen den Elternarten dar, aber durchaus nicht immer Mittelformen. Das geht am besten daraus hervor, daß reziproke Bastarde, d. h. Bastarde von gleichen Elternarten, aber mit umgekehrter Zugehörigkeit der Geschlechter der Eltern, durchaus nicht gleich sind, sondern oft ausgesprochene Verschiedenheiten zeigen. So unterscheiden sich die Schwärmerbastarde Deilephila elpenor L. ♂ × D. porcellus L. ♀ und D. porcellus L. ♂ × D. elpenor L. ♀ derart, daß ersterer mehr Zeichnungselemente von elpenor, letzterer mehr von porcellus hat, also vom Vater. Ebenso sind Maultier und Maulesel verschieden; vom Vater haben sie Stimme und Schwanz und ähneln ihm in Kopfschnitt und Schenkelform, in der Größe und allgemeinen Gestalt schlagen sie mehr nach der Mutter.

ε) Viviparität.

In den meisten Fällen, wo die Befruchtung der Eier im Innern des mütterlichen Körpers stattfindet, werden die befruchteten Eier nach außen abgelegt und machen dort ihre Entwicklung durch. Aber mit der Befruchtung im Innern ist die Möglichkeit gegeben, daß die Eier ihre Entwicklung noch im weiblichen Geschlechtsapparat beginnen und mehr oder weniger weit fördern, entweder an ihrer Bildungsstätte oder in den Ausführ-

wegen. Ja manchmal kommt in Abteilungen, wo sonst die Eier außerhalb des Körpers befruchtet werden, ausnahmsweise Begattung vor, die dann mit Viviparität verbunden ist, wie bei einigen Knochenfischen (Zoarces, Zahnkarpfen). Die Entwicklung der Eier hat auch bei Tieren, die ihre Eier ablegen, oft schon begonnen; beim Vogelei z. B. treten die ersten Teilungen schon im Eileiter auf. Gelegentlich, wenn eierlegende Tiere genötigt sind, ihre Eier länger bei sich zu behalten, entwickelt sich der Embryo weiter: so können bei einer Schmeißfliege (Musca vomitoria L.), die bei der Eiablage gestört wurde, einzelne Eier zurückbleiben und mit der nächsten Portion abgelegt werden; sie sind dann schon zu Larven entwickelt; oder Ringelnattern behalten in der Gefangenschaft, wenn sie keine zusagende Gelegenheit zur Eiablage haben, die Eier länger im Eileiter, so daß die Entwicklung des Embryos bei der schließlich erfolgenden Ablage schon ziemlich weit fortgeschritten ist.

Das Lebendgebären, die Viviparität, ist eine Art Brutpflege und hat mit anderen Formen derselben so viel Gemeinsames, daß sie besser im Zusammenhang damit im 2. Bande besprochen wird. Hier seien nur noch die Formen aufgezählt, bei denen sie vorkommt: alle Schwämme sind vivipar; die Alcyonaceen; einige Schnurwürmer und Stachelhäuter; von Schnecken Paludina, Clausilia und Pupa; von Gliederfüßlern Peripatus, die Skorpione und einzelne Insekten (Blattläuse, die Eintagsfliege Cloëon, einzelne Käfer, eine Anzahl Fliegen); unter den Wirbeltieren weisen alle Klassen mit Ausnahme der Vögel lebendiggebärende Formen auf, bei den Säugern ist die Viviparität allgemein, mit alleiniger Ausnahme der Kloakentiere, die eierlegend sind.

c) Unterschiede der Geschlechter.

Wo die Geschlechter getrennt sind, finden sich bei vielen Tierarten Unterschiede, wodurch die männlichen und weiblichen Individuen oft schon im äußeren Aussehen mehr oder weniger leicht kenntlich werden. Daß durch die Gonaden und ihre Ausführungsgänge sowie durch die damit verbundenen Organe wie Drüsen, Begattungsorgane und deren Schwellapparate eine solche Unterscheidung möglich ist, versteht sich von selbst. Dies sind die Organe, die dem betreffenden Geschlecht für die Fortpflanzung unbedingt notwendig sind; sie werden als primäre Geschlechtsmerkmale (pr. „Sexualcharaktere") bezeichnet. Daneben kommen aber Unterscheidungsmerkmale vor, die mit dem Geschlechtsapparat in keinerlei anatomischem Zusammenhange stehen und meist auch für den Akt der Fortpflanzung selbst nur von nebensächlicherer Bedeutung sind: es sind die sekundären Geschlechtsmerkmale. Zwar haben einige davon für die Fortpflanzung selbst unentbehrliche Verrichtungen: der Anhang am Kiefertaster der Spinnenmännchen und der Hektokotylusarm der männlichen Tintenfische sind für die Übertragung des Samens in die weiblichen Geschlechtsteile ebenso wichtig wie das Begattungsglied der Reptilien; aber sie stehen in keinem anatomischen Zusammenhang mit dem Geschlechtsapparat, sondern sind durch Umbildung eines Organes von ursprünglich anderer Verrichtung erst später in dessen Dienst getreten; wir rechnen sie daher zu den sekundären Merkmalen.

Die primären Geschlechtsmerkmale sind oben schon besprochen worden; hier sollen uns nur die sekundären beschäftigen. Bei den niedrigst organisierten Tierformen freilich, den Coelenteraten und Stachelhäutern, fehlen solche Unterschiede zwischen den Geschlechtern; bei den Plathelminthen sind sie an den zwei Arten, die getrenntes Geschlecht haben, sehr deutlich. Unter den Ringelwürmern sind sie nicht häufig, während Rädertiere und Fadenwürmer sie öfter zeigen. Auch bei den Weichtieren kommen sekundäre Geschlechtsmerk-

male hie und da vor. Ganz gewöhnlich aber sind sie in den großen Kreisen der Gliederfüßler und der Wirbeltiere.

Die Mannigfaltigkeit, in der die sekundären Geschlechtsmerkmale auftreten, ist geradezu verblüffend; es gibt keinen Teil des Körpers, der nicht hie und da geschlechtliche Unterschiede darbieten würde, und bei verwandten Tieren sind die Geschlechtsunterschiede oft ganz verschiedener Art. Dabei fällt es von vornherein auf, daß es in der Hauptsache die Männchen sind, an denen diese Merkmale in solcher Fülle auftreten. Bei den Weibchen kommen im allgemeinen nur Vorrichtungen zur Unterbringung der Eier oder solche zur Brutpflege als geschlechtliche Kennzeichen vor, wie Legebohrer und Legeröhren bei vielen Insekten und beim Bitterling (Rhodeus amarus Bl.), oder Brutplatten, Bruthälter und Bruträume der verschiedensten Art. Um aber die Merkmale der Männchen übersichtlich erörtern zu können, muß man sie noch genauer einteilen. Wir unterscheiden also solche Merkmale, die mit der Fortpflanzung und mit der Brutpflege unmittelbar zusammenhängen — jene sind schon besprochen, diese werden im Zusammenhang mit der Brutpflege im 2. Bande behandelt werden — dann solche, die dem Männchen beim Habhaftwerden der Weibchen von Vorteil sind, und schließlich solche, von denen vielfach, aber nicht unbestritten, angenommen wird, daß sie das Weibchen erregen und damit der Begattung zugänglich machen. So behandeln wir also nacheinander die Organe, die zum Festhalten der Weibchen dienen, diejenigen, die beim Kampf der Männchen um die Weibchen von Nutzen sind, und solche, die das Auffinden der Weibchen erleichtern, und schließlich die Merkmale, die vielleicht der Erregung der Weibchen dienen.

α) Mittel zum Bewältigen der Weibchen.

Solche sekundäre Geschlechtsmerkmale, die dem Männchen das Festhalten der Weibchen erleichtern, sind sehr verbreitet; sie überwiegen durchaus bei den niederen Formen der Wirbellosen, während sie bei den höheren Wirbeltieren ganz fehlen. Sie stehen in nächster Beziehung zur Fortpflanzung, und wir dürfen in ihnen wohl die ursprünglichsten sekundären Unterschiede der Geschlechter sehen. Solcher Art ist die breite Körperform des Männchens bei dem getrenntgeschlechtlichen Saugwurm Schistosomum haematobium Bilh. (Abb. 304), womit es das Weibchen umfaßt, so auch das gekrümmte Schwanzende des Spulwurmmännchens und die Begattungstasche bei den Männchen vieler anderer Fadenwürmer. Bei den Alciopiden, die unter den Ringelwürmern nahezu allein eine Begattung ausführen, trägt das Männchen in allen Segmenten, die Samenblasen enthalten, zugleich auch Drüsenhügel auf der Bauchseite, mit deren Sekret es sich wahrscheinlich an das Weibchen anheftet. Überaus häufig sind derartige Einrichtungen bei den Krebsen. Bei den Ruderfüßlern (Copepoden) sind es die großen vorderen Antennen, die im männlichen Geschlecht einen Packapparat bilden; ihr Endstück läßt sich gegen das Basalstück einschlagen, das durch die starken Muskeln des Apparates dick aufgetrieben ist; bei Cyclops und Canthocamptus sind beide Ruderantennen, bei Diaptomus nur die rechte so ausgebildet. Bei den männlichen Flohkrebsen ist der zweite Kieferfuß zum Festhalten der Weibchen eingerichtet, bei den Männchen der zehnfüßigen Krebse ist meist eine der Scheren des ersten Gehfußpaares noch vergrößert, bei manchen Verwandten unseres Flußkrebses tragen die 2., 3. und 4. Gehfüße hakenförmige Anhänge zu solcher Verwendung. Unter den Insekten haben besonders die Käfer nicht selten verbreiterte Fußglieder an den Vorderbeinen, vor allem die Laufkäfer; bei vielen Schwimmkäfern (Dytisciden) tragen die verbreiterten basalen Fußglieder der Vorderbeine sogar Saug-

näpfe, um als Klammerorgane wirksamer zu werden (Abb. 265). Die Schienen und Füße der Vorderbeine sind bei den Eintagsfliegen sehr verlängert und dienen als Fangapparat. Meist aber ist das Hinterleibsende der Männchen zum Festhalten der Weibchen ausgerüstet: die Anhänge desselben, die Raife, werden bei den Männchen der Libellen, mancher Zweiflügler (Culex), vieler Netzflügler, vor allem bei der Skorpionsfliege (Panorpa) zu Greifzangen. Es ist leicht zu beobachten, wie das Libellenmännchen ein Weibchen mit dieser Zange im Genick festhält und mit ihm im Hochzeitsflug die Luft durcheilt. Das Männchen besitzt auf der Bauchseite des zweiten Hinterleibsringes einen schon vorher mit Samen gefüllten Begattungsapparat, und die Begattung geschieht derart, daß das Weibchen sein Hinterleibsende nach vorn aufbiegt und dort den Samen aufnimmt. Bei einer Anzahl von Fischen, z. B. manchen Cottus-Arten, bei Callichthys, den Loricariiden (Panzerwelsen) und bei den Cobitis-Arten (dem Schlammpeitzger und seinen Verwandten) haben die Männchen kräftiger gebaute Brustflossen mit verdickten vorderen Strahlen und benutzen diese, um sich dicht an die Eier ablegenden Weibchen anzuschmiegen oder sie zur Begattung festzuhalten; einem solchen Anschmiegen mögen auch die verdickten ersten Strahlen an den Bauchflossen der Schleie (Tinca tinca L.) dienen. Haftorgane sind die mächtig entwickelten Daumenschwielen der Männchen bei Fröschen und Kröten, wodurch sie die Umklammerung der laichenden Weibchen fester machen. Die höheren Wirbeltiere sind in den Gliedmaßen, den zahnbewehrten Kiefern oder dem Schnabel schon mit Packapparaten ausgestattet, die für das Festhalten der Weibchen genügen; die Männchen bedürfen dazu keiner besonderen Einrichtungen.

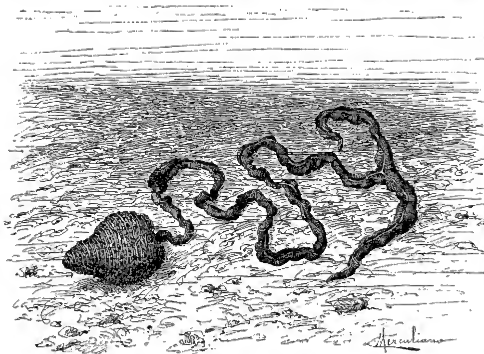


Abb. 303. Weibchen von Bonellia viridis Rol. Etwa 1/2 nat. Größe.

Für die Bewältigung der Weibchen ist auch bedeutendere Größe von Nutzen. Aber im allgemeinen ist das Größenverhältnis der Geschlechter sehr wechselnd. In den allermeisten Fällen sind wohl die Männchen kleiner als die Weibchen, ja das geht so weit, daß bei manchen Formen Zwergmännchen vorkommen; so sind die Männchen der Rädertiere klein, ohne funktionsfähigen Darm; bei dem Sternwurm Bonellia (Abb. 303) leben mehrere zwerghafte Männchen, nur 1—2 mm lang, mit mund- und afterlosem Darm, zunächst parasitisch im Schlund und später in dem ausführenden Abschnitt des Fruchthalters der Weibchen; bei vielen parasitischen und festsitzenden niederen Krebsen aus den Familien der Rankenfüßer, Copepoden und Asseln kommen ebenfalls Zwergmännchen parasitisch auf den Weibchen vor. Auch bei den Spinnentieren sind die Männchen oft

viel kleiner als die Weibchen; bei der Zecke (Ixodes reduvius L.) sind die Weibchen 3—4 mal so groß, bei manchen Spinnen beträchtlich größer, ja bei Thomisus citreus Geer 10 mal, bei einer tropischen Kreuzspinne, Nephila imperialis Dol., sogar 12 mal so lang und 1350 mal so schwer als das Männchen. Auch bei den Insekten wird im allgemeinen das Männchen vom Weibchen an Größe überragt: so bei den Geradflüglern, Läusen, Flöhen, Schmetterlingen und Schlupfwespen; bei den Schildläusen, Ameisen und Ameisenbienen (Mutilla und Verwandte) sind die Männchen oft nur halb so lang wie die Weibchen, bei dem Spinner Aglia tau L., dem Nagelfleck, spannt das Weibchen 90 mm, das Männchen nur 57 mm. Auch bei den Weichtieren sind die Männchen im allgemeinen kleiner als die Weibchen, in manchen Fällen ganz bedeutend; so ist bei der Meeresschnecke Lacuna pallidula da Costa das Männchen 4 mm, das Weibchen 13 mm lang, und bei dem Tintenfisch Ocythoë tuberculata Raf. mißt das Weibchen 28 cm, das Männchen nur 3 cm in der Länge. Um so mehr muß es verwundern, wenn in manchen Fällen die Männchen an Größe überlegen sind. Bei Schistosomum haematobium Bilh. zeigt der Augenschein (Abb. 304), daß der männliche Körper massiger ist als der des allerdings längeren Weibchens. Unter den Krebsen ist bei Branchipus grubei Dyb. das Männchen 30, das Weibchen 22 mm lang; die Männchen der Flohkrebse und Wasserasseln übertreffen allgemein die Weibchen an Größe; auch beim Taschenkrebs ist das Männchen das größere; beim amerikanischen Hummer ist das Männchen stets schwerer als ein gleichlanges Weibchen, und während das Maximalgewicht für Weibchen 8,5 kg beträgt, ist es für Männchen etwa 11 kg. Unter den Spinnen ist nur bei der Wasserspinne (Argyroneta aquatica Cl.) das Männchen größer, und zwar im Verhältnis 5 : 3. In der Insektenwelt sind es vor allem die Käfer, wo ziemlich oft das Weibchen dem Männchen an Größe nachsteht, vor allem bei den Hirsch- und den Blatthornkäfern; bei dem Riesenkäfer Dynastes hercules L. z. B. ist das Männchen 15 cm, das Weibchen 9 cm lang. Auch einige wenige Schmetterlinge gibt es, deren Männchen das Weibchen überragt, so die Zygaene Syntomis phegea L. im Verhältnis 6 : 5.



Abb. 304. Schistosomum haematobium Bilh., ein getrenntgeschlechtlicher Saugwurm; das breite Männchen trägt das drehrunde Weibchen in der durch Einschlagen seiner Körperränder gebildeten Rinne mit sich herum.

Unter den Wirbeltieren ist bei den Fischen das Männchen regelmäßig kleiner als das Weibchen, beim Aal sogar noch nicht halb so lang; eine Ausnahme scheint jedoch der Großflosser Polyacanthus zu machen, wo die Größe des Männchens überwiegt. Das gleiche gilt für die Amphibien, wo ich nur beim Feuersalamander Männchen und Weibchen etwa gleich schwer finde, während sie sich beim Kammolch (♂ 6,7 g ♀ 8,8 g), Laubfrosch (♂ 4,5 g ♀ 6 g), Wasserfrosch (♂ 36 g ♀ 61 g) und besonders bei der gemeinen Kröte (♂ 46 g ♀ 124 g) unterscheiden. Unter den Reptilien sind bei Schildkröten und Schlangen die Männchen kleiner, bei letzteren meist um ein Bedeutendes; bei den Eidechsen aber überwiegen die Männchen, wenig bei der Bergeidechse (Lacerta vivipara Jacq.), mehr bei der Zauneidechse (L. agilis L.) und besonders bei den großen südeuropäischen Lacerten, bei den Agamen und bei den Leguanen. In der Reihe der Vögel ist

bei den Raubvögeln die Größe der Männchen meist bedeutend geringer als die der Weibchen (Sperber ♂ 134 g ♀ 250 g; Wanderfalke ♂ 555 g ♀ 1052 g); sonst aber sind die Männchen vielfach größer (z. B. Rabenkrähe ♂ 520 g ♀ 350 g), am ausgesprochensten bei den polygamen Arten, den Hühnervögeln und den Straußen. Unter den Säugern ist das Größenverhältnis der Geschlechter sehr wechselnd; größere Weibchen haben die Spitzmaus (Crocidura aranea Wagn. ♂ 8,7 g ♀ 9,9 g) und die gemeine Fledermaus (Vespertilio murinus Schreb. ♂ 18 g ♀ 30 g); beim Eichhorn finde ich die Geschlechter etwa gleich, bei der Waldmaus (Mus silvaticus L.) überwiegt das Männchen, und so ist es auch bei den Raubtieren und vor allem bei den polygamen Formen, den Wiederkäuern, Robben, Zahnwalen; bei den Ohrenrobben soll der Bulle das sechsfache Gewicht des Weibchens haben, der männliche Pottwal ist noch einmal so lang als das Weibchen — aber bei den Bartwalen sind die Weibchen größer.

β) Kampforgane der Männchen.

Wenn so überaus häufig das Männchen zum Bewältigen des Weibchens besonders ausgerüstet ist, so finden wir viel seltener Kampforgane bei den Männchen; vor allem fehlen sie bei den niederen Gruppen. Von Kämpfen der Männchen läßt sich nur bei höheren Krebsen und den Insekten sowie bei den Wirbeltieren sprechen. Ob es wirklich Kämpfe „um die Weibchen" sind, oder nur Temperamentsäußerungen infolge der hochgesteigerten geschlechtlichen Erregung, das läßt sich kaum objektiv entscheiden, doch halten wir das letztere für wahrscheinlicher. Solche Erscheinungen, wie die Angriffe brünstiger Männchen auf andere Tiere, z. B. Angriffe von Brunsthirschen oder Auerhähnen auf Menschen, machen das wahrscheinlich. Beobachtet sind Kämpfe männlicher Insekten nur verhältnismäßig selten: bei einigen Bienen, so bei der Pelzbiene (Anthophora pilipes Fab.) und bei Mauerbienen (Osmia) sowie bei einer Anzahl Käfern; die Kämpfe der Hirschkäfermännchen sind bekannt, und oft findet man Männchen, die an den durchbohrten Flügeldecken die Spuren der Kiefer ihrer Gegner tragen; auch die Männchen der Pillendreher (Ateuchus sacer L.), der Pillenwälzer (Sisyphus schäfferi L.) und den Rebschneider (Lethrus apterus) sind kämpfend beobachtet. Dagegen sind bei den Wirbeltieren die Kämpfe der Männchen häufig. Wir treffen sie bei sehr vielen einzellaichenden Fischen, z. B. bei den Lachsen oder dem Kampffisch (Betta pugnax Cant.). Bei den Amphibien scheinen sie zu fehlen. Die Reptilien dagegen sind zur Brunstzeit vielfach sehr kampflustig; selbst die Männchen der trägen Chamäleons befehden sich dann auf das heftigste. Unter den Vögeln und Säugern sind die Kämpfe der Männchen fast allgemein verbreitet.

Werkzeuge für den Kampf der Männchen finden sich hier und da, doch nicht besonders häufig. Die eine vergrößerte Schere bei den Männchen der zehnfüßigen Krebse kann vielleicht bei manchen Formen als Waffe dienen; in anderen Fällen aber ist der Umfang so gewaltig, daß sie kein geeignetes Kampforgan abgeben kann: bei der Krabbengattung Uca z. B. übertrifft die vergrößerte Schere den übrigen Körper des Männchens an Größe; sie ist daher eher als geschlechtlicher „Zierat" anzusehen. Die Hörner der Hirschkäfer werden allerdings bei den Kämpfen der Männchen verwendet; aber die Weibchen vermögen mit ihren kurzen Oberkiefern weit empfindlicher zu zwicken als die Männchen mit den langen Kiefern, wo der Widerstand an einem so langen Hebelarm ansetzt; bei Lethrus haben die Männchen einen großen, nach abwärts gebogenen Fortsatz am Oberkiefer. Auch bei den Wirbeltieren sind Kampforgane der Männchen nicht allgemein ver-

breitet, ja bei Fischen, Amphibien und Reptilien sucht man ganz vergeblich danach. Bei den Vögeln ist der Auerhahn durch den starken Schnabel, der Hahn durch seinen Sporn vor ihren Weibchen ausgezeichnet. Bei den Säugern schließlich kann die stärkere Bezahnung mancher Männchen, so die Hauer der Eber und des Moschustieres, die Stoßzähne des Elefanten und des Narwals, die Eckzähne der Hengste und Hirsche und die Ausrüstung mit Geweihen und Hörnern bei den Wiederkäuern, als Bewaffnung der Männchen zum Kampf gedeutet werden. Aber vielfach ist solchen Waffen durch das Übermaß der Ausbildung die rechte Wirkung genommen: die Hauer des Hirschebers sind spiralig gewunden, so daß ihre Spitze nicht frei vorragt; ebenso haben die Stoßzähne des Mammuts durch Einbiegung ihrer Spitze sehr an Wirksamkeit eingebüßt; die vielfach verzackten Geweihe des Edelhirsches sind im Kampfe nicht so wirksam wie einfache Geweihstangen, und wo zufällig in einem Revier ältere Hirsche statt mit dem normalen Geweih mit spießerartigen Stangen ausgerüstet sind, da sind die Verwundungen, die sie ihren Gegnern beibringen, oft so gefährlich, daß diese Hirsche als sogenannte „Schadhirsche“ dem Jäger verhaßt sind. Bei den Kämpfen werden zwar diese Waffen benutzt; aber es ist mehr die stemmende Kraft der Gegner als die Brauchbarkeit der Waffe, wovon der Erfolg abhängt. Es werden daher oft diese Waffen eher unter dem Gesichtspunkt der „Zieraten“ zu betrachten sein. So bleibt im ganzen von einer besonderen Bewaffnung der Männchen zu ihren Eifersuchtskämpfen nicht viel Sicheres übrig.

γ) Organe zum Aufsuchen der Weibchen.

In reichem Maße sind unter den sekundären Geschlechtsmerkmalen die Organe vertreten, die dem Männchen das Auffinden des Weibchens erleichtern: es sind die Spür- und die Sehorgane. Bei den Wassertieren sind die Fühler ein Hauptsitz des chemischen Sinnes — von Geruch kann man im Wasser kaum sprechen. Sie sind bei den Männchen des Ringelwurms Autolytus (Abb. 305) weit stärker als bei dem Weibchen ausgebildet. Bei den Krebsen stehen auf beiden Antennen borstenartige, zarthäutige Organe, sogenannte hyaline Schläuche oder Sinneskolben; sie sind bei den Männchen oft vermehrt im Vergleich zu den Weibchen, entweder dadurch, daß die Antennen vergrößert sind, oder dadurch, daß die Organe besonders dicht stehen und länger sind. So besitzen die Cumaceen im männlichen Geschlecht am zweiten Antennenpaar eine Geißel von Körperlänge, während sie bei dem Weibchen verkümmert ist; ähnlich ist es bei den Hyperiden und Phronimiden; bei Nebalia hat diese Geißel beim Männchen 80 Glieder, beim Weibchen deren nur 12—17. Vermehrung und Vergrößerung der Sinneskolben zeigen vor allem die vorderen Antennen der Männchen bei den Blattfußkrebsen und Muschelkrebsen. — Im Insektenreich sind die Fühler der Sitz der Geruchsorgane. Sie sind sehr häufig im männlichen Geschlecht länger als bei den Weibchen, oder ihre Oberfläche ist durch Verdickung oder Erweiterung der Glieder vermehrt. Bei den Gottesanbeterinnen z. B. sind

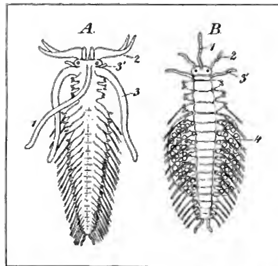


Abb. 305. Männlicher (A) und weiblicher (B) Sproß von Autolytus varians Verrill.
1 Rückenfühler, 2 Seitenfühler, 3 dorsale und 3' ventrale Fühlerzirren, 4 Eiersack. Nach Mensch.

im männlichen Geschlecht die Fühler von Körperlänge, im weiblichen nur halb so lang; bei der Zuckmücke (Chironomus plumosus L.) sind die Fühler des Männchens 14gliedrig, die des Weibchens 7gliedrig; auffällig verlängert sind die Fühler der Männchen bei den Wespen und den Bockkäfern; bei der Motte Adela degeerella L. sind die männlichen Fühler dreimal so lang als die Vorderflügel, die weiblichen viel kürzer. Eine sehr häufige Art, die Oberfläche der Fühler und damit die Zahl der auf ihnen stehenden Riechorgane zu vergrößern, ist die Erweiterung der Fühlerglieder durch borsten- oder lappenförmige Anhänge, wodurch die Fühler gesägt, gefiedert, einfach oder doppelt gekämmt erscheinen. So kommt z. B. bei den Blatthornkäfern die quergestellte Blätterkeule der Fühler zustande; beim Männchen des Maikäfers sind es die sieben Endglieder des Fühlers, beim Weibchen nur sechs solche, die an der Bildung der Keule beteiligt sind, und die einzelnen Blätter sind beim Männchen mehr als noch einmal so lang wie beim Weibchen; dementsprechend stehen auf den Blättern eines männlichen Fühlers 50000, auf denen eines weiblichen dagegen nur 8000 Einzelsinnesorgane. Gekämmte Fühler sind bei den Insekten sehr häufig: so finden wir sie bei den Männchen der südeuropäischen Mantide Empusa egena Charp. doppelt gekämmt, bei den Weibchen nur einfach; bei zahlreichen Schmetterlingen, besonders Spinnern und Spannern, haben die Männchen doppelt gekämmte, die Weibchen nur gezähnte Fühler; unter den Stech- und Zuckmücken (Culiciden und Chironomiden) haben die Männchen buschige, die Weibchen borstig behaarte Fühler; die Buschhornblattwespen (Lophyrus) haben ihren Namen von den doppelt gekämmten Fühlern der Männchen, und bei manchen Käfern (Schnellkäfern u. a.) unterscheiden sich die Geschlechter in ähnlicher Weise.

Höhere Ausbildung der Sehorgane bei den Männchen ist bisher auch nur aus der Reihe der Insekten bekannt, kommt aber dort nicht selten vor. Unter den Geradflüglern hat Proscopia radula Klg. im männlichen Geschlecht größere Facettenaugen als das Weibchen. Auffällig ist der Unterschied bei den Leuchtkäferchen (Lampyris splendidula L.), wo das fliegende Männchen 2500, das ungeflügelte Weibchen nur 300 Facettenglieder in einem Auge hat; auch sonst kommen bei Käfern solche Unterschiede vor, aber in geringerem Maße, z. B. beim Junikäfer (Rhizotrogus solstitialis L. ♂ 3700, ♀ 2700 Facetten) oder dem Pappelbock (Saperda carcharias L. ♂ 2200, ♀ 1775 Facetten). Die mächtigen, zweigeteilten Augen der Eintagsfliegenmännchen, deren einer Abschnitt zuweilen als sogenanntes Turbanauge erscheint, werden unten (4. Buch) noch besprochen. Unter den Fliegen haben eine Anzahl Bibioniden (z. B. Bibio marci L., Dilophus vulgaris Meig.) im männlichen Geschlecht große, auf dem Scheitel zusammenstoßende Augen; auch bei manchen Waffenfliegen (Beris), Tanzfliegen (Empis) und zahlreichen Syrphiden sind die Augen der Männchen größer. Bei der Drohne, dem Männchen der Honigbiene, berühren sich die Augen auf dem Scheitel, während sie bei den weiblichen Formen, der Königin und den Arbeitern, durch einen weiten Zwischenraum getrennt bleiben.

Bei den Wirbeltieren ist eine höhere Ausbildung der Sinnesorgane im männlichen Geschlecht nicht bekannt; Männchen und Weibchen sind hier im allgemeinen gleich gut ausgerüstet, sowohl was Riech- als was Sehorgane betrifft. Die Sinnesorgane stehen hier auf einer höheren Stufe der Ausbildung, und es bedarf keiner besonderen Steigerung im Dienste der Fortpflanzung. Nur beim Aal sind im männlichen Geschlecht die Augen etwas größer und wachsen noch bedeutend an, wenn das Tier im Meere geschlechtsreif wird; aber vielleicht nehmen auch die Augen der Weibchen in der Tiefsee an Größe zu.



Abb. 306. Großer Frostspanner (Hibernia defoliaria L.). Das Männchen fliegt, das flügellose Weibchen sitzt am Ast.

Die Männchen sind im allgemeinen beweglicher als die Weibchen und suchen diese zur Fortpflanzung auf, besonders dann, wenn deren Beweglichkeit irgendwie beeinträchtigt ist. Dies ist bei manchen Insektenweibchen durch das Gewicht der Eier geschehen, und viele weibliche Schmetterlinge, besonders Spinner und Spanner, sind deshalb träge zum Fliegen. So kommt es denn auch in nicht wenigen Fällen zur Verkleinerung und Rückbildung der Flügel bei den Weibchen. So sind die Weibchen der Schabenart Ectobia lapponica L. kurzgeflügelt, während die Männchen lange Flügel haben; bei Mantis religiosa L., der Gottesanbeterin, sind die Flügel der Männchen länger; bei den Schildläusen haben die Männchen Flügel, während die Weibchen ungeflügelt sind. In der Reihe der Schmetterlinge ist Rückbildung der Flügel beim Weibchen nicht selten: wir finden sie bei den Sackträgern (Psychiden), manchen Spinnern (Orgyia) und Spannern (Cheimatobia, Hibernia Abb. 306 und S. 64), bei der Eule Agrotis fatidica Hb. und einigen Kleinschmetterlingen (z. B. Acentropus niveus Ol.). Unter den Hymenopteren haben die Bienenameisen (Mutilla) ungeflügelte Weibchen; bei den Käfern sind es die Leuchtkäferchen (Lampyris), deren Weibchen der Flügel entbehren, und auch in der Gattung Ptinus sind die Männchen meist geflügelt, die Weibchen flügellos. Andererseits gibt es aber auch einige Beispiele, daß die Flügel bei dem Männchen verschwinden, während das Weibchen geflügelt bleibt, so bei der Perlide Taeniopteryx trifasciata Pict., dem Getreideblasenfuß (Thrips cerealium Halid.) und der Feigengallwespe (Blastophaga grossorum Grav.).

δ) Eigenschaften der Männchen „zur Erregung der Weibchen".

Einen großen Teil der sekundären Geschlechtsunterschiede stellen jene Merkmale, als deren Aufgabe es mit mehr oder weniger Wahrscheinlichkeit bezeichnet wird, das Weibchen zu erregen und für den Akt der Fortpflanzung gefügig zu machen. Sie nehmen im Verhältnis zu den übrigen Merkmalen bei den höheren Tieren an Zahl zu, ja bei den Reptilien, Vögeln und Säugern bilden sie fast die einzigen sekundären Unterschiede zwischen den Geschlechtern. Bei niederen Tieren finden wir sie gar nicht: Würmern und niederen Krebsen fehlen sie. Dagegen haben wir oben schon die mächtigen Scheren der

Krabbengattung Uca als „Zierate“ bezeichnet, und zahlreich sind die Einrichtungen „zur Erregung der Weibchen“ bei den Insekten. Wir teilen diese Merkmale ein nach den Sinnesorganen, auf die sie einwirken: auf das Auge wirken die Merkmale der Körperplastik und Färbung, auf das Geruchsorgan die Sekrete der männlichen Drüsenapparate, auf das Hörorgan die Lautinstrumente.

Die Unterschiede der Geschlechter in der Plastik des Körpers bestehen im allgemeinen darin, daß bei den Männchen einzelne Organe besonders massig ausgebildet sind oder daß Anhänge und Fortsatzbildungen auftreten, die den Weibchen gänzlich fehlen oder bei ihnen nur angedeutet sind. Schon erwähnt wurde die mächtige Ausbildung der Scheren bei den zehnfüßigen Krebsen; bei der Wassermilbengattung Arrhenurus haben die Männchen eine sonderbar gestaltete hintere Leibeshälfte mit wechselnd geformten Anhängen (Abb. 316), und beim Männchen des Kankers Phalangium cornutum L. ist das zweite Glied der Kieferfühler nach oben lang hornartig verlängert. Häufig sind plastische Merkmale bei den Insekten. Die Zangen am Hinterende der Ohrwürmer sind bei den Männchen mächtiger, oft doppelt so groß, reicher gezackt und anders gebogen als bei den Weibchen; bei den männlichen Eintagsfliegen sind die Schwanzfäden viel länger als bei den Weibchen. Manche Hymenopterenmännchen haben zahnartige Auswüchse auf der Bauchseite (Anthidium, Bembex u. a.). Bei vielen Schmetterlingen weicht der Flügelschnitt der Männchen von dem der Weibchen durch schlankere Form und größere Länge ab, ein Merkmal, das man vielleicht als Verbesserung der Flugwerkzeuge deuten könnte. Überaus häufig sind plastische Merkmale bei den Männchen der Käfer: die mächtigen Oberkiefer des Hirschkäfers und seiner Verwandten, die Hörner des Nashornkäfers (Oryctes) und ähnliche Verzierungen bei sehr zahlreichen anderen Blatthornkäfern (z. B. Xylotrupes gideon L., Abb. 315) sind am bekanntesten. Bei vielen Bockkäfermännchen sind die Oberkiefer verlängert; auch manche Clythra-Arten haben im männlichen Geschlecht einen stark vergrößerten Kopf und Oberkiefer; bei den Bledius-Arten trägt häufig der Vorderrand des männlichen Halsschildes ein nach vorn gerichtetes Horn.

Häufig bestehen die Unterschiede der Geschlechter bei den Fischen in plastischen Merkmalen der Männchen. Manchen Männchen kommen vergrößerte Flossen zu, wie den Großflossern (Polyacanthus), Geophagus gymnogenys und Callionymus lyra; manche Panzerwelse (Chaetostomus) tragen im männlichen Geschlechte haarartige Borsten um den Mund, und bei anderen sind die Panzerplatten des Bauches ausgedehnter als bei den Weibchen. Die Männchen der Rochen unterscheiden sich von ihren Weibchen oft durch stärkere Hautzähne und andere Ausbildung der Zähne des Mundes. — Auffallende Hautauswüchse, Falten und Kämme zeichnen die Männchen vieler Leguane und Agamen (z. B. Draco, Taf. 5) vor den Weibchen aus, und bei den Chamäleons (Taf. 14) sind hornartige Auswüchse am Kopfe der Männchen und ähnliche Bildungen nicht selten. Bei den Schildkröten ist der Schwanz der Männchen oft länger als der der Weibchen. Größere Länge von Kopf und Hals und stärkere Ausbildung der hinteren Gliedmaßen bei den männlichen Eidechsen ist wohl auch hierher zu rechnen. — Unendlich mannigfaltig sind die plastischen Auszeichnungen der Männchen bei den Vögeln: man braucht nur den Hahn mit der Henne, die männlichen Fasanen oder Auer- und Birkhahn mit ihren Hennen, oder die Paradiesvögel und Kolibris mit ihren Weibchen zu vergleichen! Schmuckfedern von großer Länge und oft sonderbarer Form an Kopf, Hals, Schwanz und den Flügeln, in Gestalt von Hollen, Kragen, Spiegeln und dgl., fleischige Kämme und Hautanhänge an Kopf und Hals, selbst schwellbare Säcke wie beim Tragopan oder bei dem

amerikanischen Tetrao cupido L. sind in der verschiedensten Weise ausgebildet. Bei den Säugern macht vielfach die stärkere Behaarung der Männchen einen beträchtlichen Unterschied: es sei nur an die Mähnenbildung bei Löwen, Hirschen und Pavianen, an den dickeren Schwanz des Katers, an Bart- und Kammbildungen erinnert. Die Männchen der „Blasenrobbe“ (Cystophora cristata Nilss.) haben auf dem Nasenrücken einen aufblasbaren Anhang, der ihnen den Namen „Klappmütze“ eingetragen hat, und die männlichen Elefantenrobben (Macrorhinus) können ihren 30—40 cm langen Rüssel auf das Doppelte verlängern. Hörner kommen oft nur den Männchen zu, wie

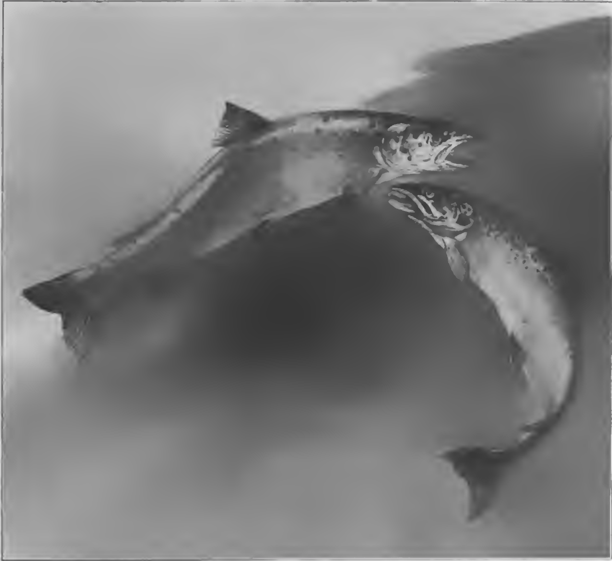


Abb. 307 Kämpfende Lachsmännchen, sogenannte Hakenlachse (Salmo salar L.).

bei den Schafen und manchen Antilopen, oder sie sind wenigstens bei ihnen größer als bei den Weibchen, wie bei anderen Antilopen und Ziegen. Auch starke Ausbildung einzelner Zähne, speziell Schneide- und Eckzähne, zeichnen oft die Säugermännchen aus, z. B. beim Narwal (Monodon monoceros L.), und dienen wohl auch als Waffen (vgl. oben).

Ganz besonders interessant sind die plastischen Merkmale der Männchen, die periodisch auftreten und nach der Brunstzeit wieder verschwinden. Bei den Fischen gehört hierher die schwartenartige Verdickung der Haut und die seltsame Hakenbildung am Unterkiefer bei älteren Männchen der Forellen, Lachse (Abb. 307) und Saiblinge, ebenso

wie der aus zahlreichen hornigen Warzen bestehende Laichausschlag, der bei vielen Weißfischen auftritt und vor allem beim Frauenfisch (Leuciscus virgo Heck.) auffällig ist. Unter den Amphibien zeigen manche Wassermolche derartige Merkmale; auf ihrem Rücken entsteht zur Brunstzeit als Hautfalte ein mehr oder weniger hoher Kamm, dessen Rand bei unserem Kammolch (Abb. 298) sägeartig gezackt ist. Die Männchen des Leistenmolchs (Molge palmata Schneid.) erhalten im Hochzeitskleid zwischen den Zehen der Hinterfüße Schwimmhäute. Zu den periodisch sich erneuernden plastischen Bildungen der Männchen gehören die Federzierden mancher Vögel, z. B. der Kragen des Kampfläufers (Machetes pugnax L. Taf. 10), der nach der Balzzeit schwindet. In gewissem Sinne kann man auch



Abb. 308. Fegender Rehbock; am Geweih hängen Bastfetzen.

die knöchernen Geweihe der Hirsche und Rehe hierher rechnen. Sie kommen, mit alleiniger Ausnahme des Renntiers, nur den Männchen zu und werden nach der Brunstzeit abgeworfen, nachdem durch die Tätigkeit knochenauflösender Zellen, sogenannter Osteoklasten, an der späteren Bruchstelle ein querstehender Spaltraum im Knochen entstanden und so eine Lockerung eingetreten ist. Die Wundstelle wird dann schnell von der umgebenden Haut überwachsen und es entsteht auf ihr eine kolbige Wucherung des Bindegewebes, wodurch das spätere Geweih vorgebildet wird. Im Innern des Kolbens treten Verknöcherungen auf, von der Basis gegen die Spitze zu vorschreitend; sie stellen das neue Geweih vor. Wenn sie fertig ausgebildet sind, stirbt der Hautüberzug ab, vertrocknet und wird als Bast vom Hirsch durch Reiben an Stangen und Stämmchen „abgefegt" (Abb. 308): das neue Geweih ist fertig.

Sehr häufig unterscheiden sich die Männchen durch lebhaftere Färbung von den Weibchen. Bei der Schnarrheuschrecke (Psophus stridulus L.) ist der Rumpf des Männchens schwarz, der des Weibchens braun. Viele Libellula-Arten haben im männlichen Geschlechte einen lebhafter gefärbten Hinterleib als im weiblichen; bei der Wasserjungfer Calopteryx virgo L. hat das Männchen tiefblaue, das Weibchen braune Flügel. Die Flügel der männlichen Skorpionsfliege (Panorpa communis L.) sind durch dunkle Querbinden geziert, beim Weibchen tragen sie nur dunkle Flecke. Bei zahlreichen Schmetterlingen erstrahlen die Männchen in glänzenderen Farben, so bei den prachtvollen tropischen Tagfaltern der Gattungen Ornithoptera und Morpho; in unserer Fauna ist das Männchen des Aurorafalters (Anthocharis cardamines L.) durch orangerote Enden der Vorderflügel vor dem Weibchen ausgezeichnet, und manche Bläulingsmännchen haben braune Weibchen; bei dem Nagelfleck (Aglia tau L.) ist das Männchen satt gelbbraun, das Weibchen bräunlichweiß gefärbt, bei dem Kiefernspanner (Fidonia piniaria L.) sind die Flügel des Männchens schokoladebraun mit weiß, die des Weibchens einfach rostbraun, und bei der Ackereule (Agrotis exclamationis L.) sind die männlichen Hinterflügel weiß, die weiblichen graubraun. — Auch bei vielen Hymenopteren sind die Männchen anders gefärbt als die Weibchen, für unser Urteil freilich nicht immer lebhafter. Bei den Käfern aber sind Prachtfarben der Männchen nicht häufig.

Bei den Wirbeltieren sticht besonders im Bereich der Vögel das Männchen sehr häufig durch schönere, oft durch besonders prächtige Färbung vor dem Weibchen ab, am auffallendsten wohl bei den Hühnervögeln, Paradiesvögeln und Kolibris. Unter den Sängern sind solche Farbenverschiedenheiten wohl vorhanden, aber weniger häufig. Dagegen haben bei den Reptilien wiederum die Saurier und manche Schlangen im männlichen Geschlecht ein prächtigeres Farbengewand. Periodisch zur Brunstzeit auftretende Farbenpracht zeigen vor allem die Männchen vieler einzellaichender Fische und mancher Amphibien: so Stichling, Bitterling (Rhodeus amarus Bl.), Lachs, Großflosser und von Meeresfischen besonders die Lippfische, Gobiiden und andere; auch die Männchen der Wassermolche haben ein lebhafter gefärbtes Hochzeitskleid: silbriger Schimmer ziert die Flanken des Kammolchs, und bei den Männchen des Alpenmolchs (Molge alpestris Laur.) werden Rücken und Seiten azurblau, und der Bauch flammt in feurigem Orangerot. Auch bei den Reptilien sind solche Umfärbungen des Kleides zur Brunstzeit bekannt: so wird bei einer Form der Mauereidechse der Rücken des Männchens kupferbraun, an den Seiten treten lasurblaue Flecke auf und der Bauch wird brennend mennigrot, während er sonst blaßrötlich oder fleischfarben ist. Das Hochzeitskleid der Vögel wird nur in einzelnen Fällen durch eine besondere Frühjahrsmauser neu gebildet, so beim Kuckuck, Wiedehopf, der Wasserralle und unseren Grasmücken; meist werden die Farben nur intensiver durch Abstoßung von Hornschüppchen und oft gleichmäßiger durch Abnutzung andersgefärbter Federränder.

Absonderungen, die auf die chemischen Sinnesorgane des Weibchens einwirken, kennen wir bei den Männchen der wasserbewohnenden Tiere nicht, weder bei den Gliederfüßlern noch bei den Wirbeltieren. Aber man kann ein Vorkommen von solchen auch hier nicht als ausgeschlossen betrachten; wenigstens wurden bei dem amerikanischen Wassermolch Molge viridescens Raf., der bei uns viel in Aquarien gehalten wird, hinter den Augen Gruben mit Drüsenapparaten nachgewiesen, die beim Männchen zur Paarungszeit in lebhafte Tätigkeit treten, während sie beim Weibchen rudimentär sind. Dagegen werden bei den luftlebenden Gliederfüßlern und Wirbeltieren vielfach Düfte beobachtet,

die zur Brunstzeit vom Männchen ausgehen, und man kennt die Organe, von denen sie erzeugt werden. Am bekanntesten sind sie bei den Schmetterlingen: wenn man den Flügel eines männlichen Rübenweißlings (Pieris napi L.) zwischen den Fingern reibt, nimmt man einen Duft wahr wie Melissengeist. Er stammt aus besonders gebildeten Schuppen, sogenannten Federbuschschuppen (Abb. 309 A), die, je mit einer Drüsenzelle verbunden, auf der ganzen oberen Fläche des Flügels verstreut stehen. Solche Duftschuppen von verschiedener Gestalt — man unterscheidet acht Formen — und Bündel von haarförmigen Schuppen, sogenannte Duftpinsel finden sich weit verbreitet und in verschiedener Anordnung bei den Schmetterlingen. Die Duftschuppen stehen entweder auf der Oberseite der Flügel gleichmäßig verteilt, wie bei Weißlingen und Bläulingen, oder in Gruppen angeordnet als Duftflecke, wie bei manchen Colias- und Thecla-Arten; oder sie sind in Randumschlägen der Flügel (bei Syrichthus malvae L. und ausländischen Papilioniden) oder Flügeltaschen (beim Kaisermantel Argynnis paphia L. Hesperia comma L. und Danaiden, Abb. 310 C) vor zu schneller Verflüchtigung des Duftstoffes bewahrt; Haarpinsel stehen z. B. auf den Hinterflügeln von Zeuxidia. Aber auch an den Beinen und am Hinterleib kommen Duftpinsel vor: an den Vorderbeinen stehen sie bei manchen Ordensbändern (Catocala fraxini L., nupta L., electa Bkh.) und bei der Eule Pechipogon barbalis L., an den Mittelbeinen bei manchen Erebiden, an den Hinterbeinen bei Syrichthus malvae L. (Abb. 309 B); ja bei Hepialus hectus L., einem Wurzelspinner, sind die Hinterschienen zu „Klumpfüßen“ mit Duftapparaten verdickt und werden in der Ruhe in seitlichen Taschen am Hinterleib gegen Verduften geschützt; beim Totenkopf (Acherontia atropos L.), dem Windig (Sphinx convolvuli L.) und dem Ligusterschwärmer (Sph. ligustri L.) ruhen die Duftpinsel in Taschen zu seiten der beiden ersten Hinterleibsringe, und am Ende des Hinterleibes kommen ausstülpbare Duftpinsel bei manchen Danaiden vor (Abb. 310 A und B). Der Duft, den diese Organe erzeugen, ist z. T. angenehm für uns, so der Moschusgeruch bei den Schwärmern, der aromatische Duft nach Walderdbeeren bei Hepialus, der Vanilleduft der südamerikanischen Dicenna xantho; bisweilen sagt er uns weniger zu, wie der Fledermausgeruch von Thecla atys Esp. und Prepona laertes; bei noch anderen vermögen wir ihn nicht wahrzunehmen, was offenbar an der Stumpfheit unseres Riechorganes liegt. — Auch bei einigen anderen Insektenmännchen sind Duftorgane nachgewiesen. Sie

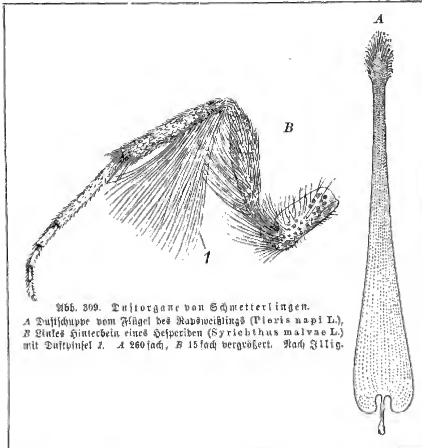


Abb. 309. Duftorgane von Schmetterlingen.
A Duftschuppe vom Flügel des Rapsweißlings (Pieris napi L.), B Linkes Hinterbein eines Hesperiden (Syrichthus malvae L.) mit Duftpinsel 1. A 260fach, B 15fach vergrößert. Nach Illig.

liegen bei unserer Küchenschabe (Periplaneta orientalis L.) und Verwandten (z. B. Aphlebia bivittata Brullé) auf der Rückenseite des Hinterleibs beim Männchen, wo in taschenförmigen Einstülpungen Duftborsten stehen. Die Köcherfliege Sericostoma personatum McLachl. trägt solche Borsten auf der Innenseite der ausgehöhlten Enden der Kiefertaster, die in der Ruhe dem Kopf angelegt werden, um unnützes Verdunsten des Duftstoffes zu verhindern; bei dem Netzflügler Isoscelipteron flavicorne findet Mc. Lachlan besondere Schuppen auf den Flügeln des Männchens, die dem Weibchen fehlen, und hält sie für Duftschuppen, und schließlich kommen Bündel von Duftborsten auf der Ventralseite des Hinterleibes bei den Männchen des Speckkäfers (Dermestes lardarius L.) und des Totenkäfers (Blaps mortisaga L.) vor. Von Spinnentieren sind Duftorgane nicht bekannt.

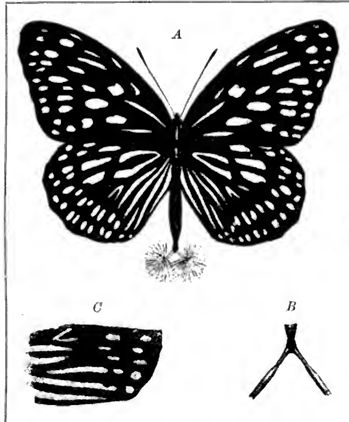


Abb. 319. *A* Männchen von Danais septentrionis B. mit ausgespreiztem Duftpinsel. *B* Duftpinsel zusammengeklappt, aber noch nicht eingezogen. *C* Dufttasche auf den Hinterflügeln von Danais. Aus Doflein, Ostasienfahrt.

Besondere Duftorgane sind in der Reihe der Wirbeltiere bei den Reptilien und vor allem bei den Säugern ausgebildet. Den Vögeln, deren Riechvermögen ziemlich stumpf ist, fehlen sie meist; jedoch beim Erpel der australischen Moschusente (Biziura lobata Shaw.) ist der Geruch während der Sommermonate so stark, daß er wahrgenommen werden kann lange, ehe das Tier zu sehen ist. Moschusgeruch besitzt auch das Sekret der Unterkieferdrüsen bei den Männchen der Krokodile, vorwiegend zur Paarungszeit. Riechdrüsen am After treten bei den männlichen Schlangen zur Brunstzeit in lebhafte Tätigkeit. Beim Hardun (Stellio) und bei Agama haben die Männchen eine Reihe von Afterporen, die den Weibchen fehlen und wahrscheinlich die Mündung der Riechdrüsen sind; Schenkeldrüsen kommen bei den Männchen vieler Saurier vor; bei unseren Eidechsen erzeugen sie im weiblichen Geschlecht und beim Männchen außerhalb der Brunstzeit nur verhornte Zellen, zur Brunst liefern sie bei diesem ein gelbes fetthaltiges Sekret, das wohl ebenfalls riecht. Häufig sind bei den Säugern die Männchen vor den Weibchen durch Drüsenorgane ausgezeichnet, die ein stark riechendes Sekret absondern. Bei unseren heimischen Säugern sei nur an die Brunftfeige des Gemsbocks und an die Violdrüse auf dem Schwanzrücken von Fuchs und Wolf erinnert; bei vielen Fledermausmännchen finden sich Riechtaschen und Riechdrüsen. Von dem intensiven Moschusgeruch der Männchen tragen Moschustier (Moschus moschiferus L.) und Moschusochs (Ovibos moschatus Blainv.) ihren Namen. In vielen Fällen jedoch sind beide Geschlechter in gleicher Weise mit solchen Drüsen ausgestattet.

Schließlich ist noch der Stimmapparate zu gedenken, wo solche entweder bei den Männchen allein vorkommen oder doch hier eine höhere Ausbildung erreichen als bei

dem Weibchen. Unter den Insekten sind die Männchen der Heuschrecken, Grillen und Singzikaden als Musikanten bekannt. Die Laubheuschrecken und Grillen bringen ihre abgebrochenen Zirplaute dadurch hervor, daß sie ihre Vorderflügel, die sich in der Ruhe decken, aneinander reiben (Abb. 311). Eine starke Ader an der Basis des oben liegenden Flügels — bei Laubheuschrecken des rechten, bei Grillen des linken — ist auf der Unterseite mit zähnchenartigen Zirpplatten besetzt und so zur Schrillader geworden, die über die „Schrillkante" des unten liegenden Flügels hin- und herstreicht. Die Oberflügel der zirpenden Feldgrille bewegen sich in 1 Sekunde 6—8 mal hin und her; da sich beide Oberflügel gleichzeitig bewegen, ist die Geschwindigkeit doppelt so groß; es liegen also die Verhältnisse so, als ob die Schrillkante 32 mal in der Sekunde über



Abb. 311. Musizierende Feldgrille (Gryllus campestris L.) vor ihrem Loch.



Abb. 312. Zirpende Grasheuschrecke (Stethophyma fuscum Pall.).

die 131—138 Zähnchen der ruhenden Schrillader vorbeigeführt würden; das gäbe einen Ton von 131 $\times$ 32 = 4192 Schwingungen, was mit der beobachteten Tonhöhe (c^5)

gut stimmt. Als schwingende Platten wirken bestimmte „Schrillfelder“ der Flügel schallverstärkend. Bei den Grasheuschrecken dagegen wird die starke Randader der Vorderflügel zum Schwingen gebracht, indem die schnell auf- und abbewegten Hinterschenkel mit der an ihrer Innenseite angebrachten Zahnleiste darüber fahren (Abb. 312 u. 313); der Ton hält länger an als bei den vorigen und klingt schwirrend. Die Singzikaden bringen ihre Laute in der Weise hervor, daß sie Luft ausblasen durch die mit Stimmbändern ausgestatteten Stigmen ihrer Hinterbrust, die in Höhlen versenkt liegen. Auch die Männchen der Schwimmwanze Corixa erzeugen im Wasser einen zirpenden Ton, indem sie mit einer Zahnleiste auf der Innenfläche der Vorderfüße über die quergeriefte Oberfläche des vorletzten Schnabelgliedes reiben. Bei vielen andern Insekten, z. B. den Bockkäfern, geigen beide Geschlechter. Das gleiche gilt für die vielfach tonerzeugenden zehnfüßigen Krebse, z. B. Ocypoda-Arten. Interessant ist es, daß bei den Krebsen nur Formen, die den größten Teil ihres Lebens in der Luft zubringen, Töne erzeugen, wie denn überhaupt fast ausschließlich Lufttiere tonerzeugende Organe besitzen.

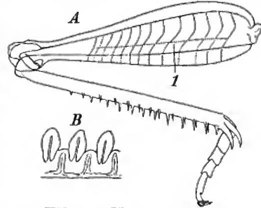


Abb. 313. *A* Linkes Hinterbein einer männlichen Grasheuschrecke (Stauronotus maroccanus Thb.) von der Innenseite, mit der Schrilleiste *1* und *B* ein Stück dieser Leiste stärker vergrößert. Nach Petrunkewitsch und v. Guaita.

Auch bei den Wirbeltieren ist das Männchen allein stimmbegabt oder doch dem Weibchen in solcher Begabung überlegen. Wasserfrosch und Laubfrosch, Geburtshelferkröte und Unke vermögen nur im männlichen Geschlecht zu musizieren. Bei den beiden ersten wird die Stimme durch Schallblasen verstärkt (vgl. oben S. 391 f.); ihr Konzert kann man zur Paarungszeit weithin hören, während die Geburtshelferkröte und die Unke bedeutend schwächere Stimmen haben. Unter den Reptilien wird nur von den Krokodilen berichtet, daß die Männchen zur Brunstzeit laut brüllen. Sehr zahlreich sind dagegen unter den Vögeln Männchen, die den Weibchen an Stimmitteln überlegen sind: am auffallendsten ist ja das Lied des Singvogelmännchens, das nicht selten zu hoher Klangschönheit und Abwechslung der Motive ausgebildet ist, während dem Weibchen nur wenige Locktöne zu Gebote stehen; aber auch in anderen Ordnungen finden wir stimmliche Begabung der Männchen, man denke nur an das Krähen der Hähne und den Balzgesang des Auer-, Birk- und Haselhahns, an den Ruf des Kuckucks, das Rucksen und Girren des Taubers und das Gebrüll der Rohrdommel. Aber auch Instrumentalmusiker gibt es bei den Vögeln: der Storchenmann klappert mit dem Schnabel; das Meckern der Bekassine (Scolopax gallinago L.), jener „zitternde, wiehernde, summende, knurrende oder brummende Ton“, dem der Vogel den Namen Himmelsziege verdankt, kommt dadurch zustande, daß beim jähen Herabstürzen während der Flugspiele die Schwanzfedern in schnurrende Schwingungen versetzt werden; das Spechtmännchen trommelt zur Balzzeit, indem es durch schnell folgende Schnabelhiebe einen Aststummel oder dgl. zu vibrierendem Schwingen bringt. Bei weitem nicht so ausgesprochen ist unter den Säugern die höhere Stimmbegabung der Männchen. Manche Säuger lassen überhaupt nur ganz wenige oder gar keine Töne hören, wie Maulwurf und Spitzmäuse; bei anderen läßt sich auch das Weibchen vernehmen, aber die Stimme des Männchens ist stärker und wird gerade zur Brunstzeit öfter gehört. Es sei nur an das Röhren des Brunsthirsches, an die Katerkonzerte und das Brüllen des Löwen oder an den Schrei der sich jagenden

Eichhornmännchen erinnert. Der Kehlkopf der Männchen zeigt einen anderen Bau — so ist er z. B. auch beim menschlichen Mann größer als beim Weib — und wo Kehlsäcke zur Stimmverstärkung vorhanden sind, wie beim Renntier und manchen Antilopen und bei vielen Affen, sind sie ebenfalls im männlichen Geschlecht stärker ausgebildet.

ε) Temperamentsunterschiede der Geschlechter.

Die ungeheure Mannigfaltigkeit der körperlichen Merkmale und der damit verknüpften Leistungen, wodurch sich die Männchen vieler Tiere von ihren Weibchen unterscheiden, wird durch unsere Aufzählung, die bei den Einzelheiten nicht verweilen durfte, immerhin genügend beleuchtet. Dazu kommen aber noch Unterschiede des Temperaments, die schon in der fast überall größeren Beweglichkeit der Männchen ihren Ausdruck finden, die sich aber außerdem in den oben erwähnten Kämpfen und vor allem auch in allerhand Bewegungsleistungen äußern, die man als Spiele und Balztänze kennt. Bei den Insekten sind dergleichen sexuell beeinflußte Bewegungen in Spuren wohl schon in der Abänderung des Fluges zu erkennen, die manche Schmetterlingsmännchen bei der Annäherung an die Weibchen zeigen: der sonst schwebende Flug wird mehr tanzend und

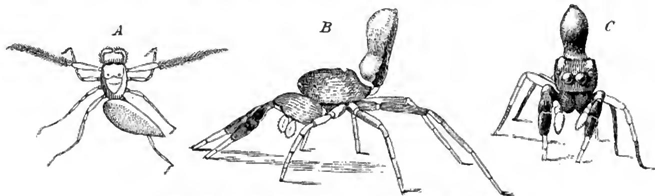


Abb. 314. Tanzstellungen männlicher Spinnen (Attiden). *A* Icius mitratus, *B* und *C* Synageles picata. Nach Peckham.

mit anderem Flügelschlag ausgeführt. Ganz ausgesprochen finden sich solche Tänze der Männchen vor den Weibchen bei den Attiden unter den Spinnen (Abb. 314): sie „schaukeln sich von einer Seite zur andern, heben das erste Beinpaar in die Höhe oder breiten es weit aus, strecken den Hinterleib senkrecht zur Kopfbrust nach oben" und nehmen andere sonderbare Stellungen an.

Weit häufiger aber sind Brunstspiele bei den Wirbeltieren. Unter den Fischen sind es natürlich nur solche, die sich zur Laichzeit paaren, bei denen man Liebesspiele beobachtet. Hierher zählt das „Schieben und Drängen", mit dem unser Stichling (Gasterosteus) das Weibchen zur Eiablage in das Nest treibt. Leicht sind die Liebesspiele des Männchens vor dem „erwählten" Weibchen bei den viel in Aquarien gehaltenen Großflossern (Polyacanthus) zu beobachten: das Männchen umkreist das Weibchen mit gespreizter Rücken- und Afterflosse und gefächerter Schwanzflosse und versetzt ihm wohl auch Stöße und Püffe; ähnliche Paarungsspiele zeigen der Gurami (Osphromenus olfax Cuv.) und der Kampffisch (Betta pugnax Cant.). Manche Ähnlichkeit damit haben die Liebesspiele der Schwanzlurche, wie sie beim Feuersalamander und ausgesprochener bei den Wassermolchen bekannt sind: mit trippelnden, tänzelnden Schritten umkreist der Molch sein Weibchen, schwimmt um es herum, stellt sich ihm Nase gegen Nase gegenüber, wobei er die Weichen mit dem Schwanze schlägt, oder schwimmt schnell

auf das Weibchen zu, um kurz vor ihm plötzlich einzuhalten (Abb. 298). Die Froschlurche führen keine solche Spiele aus. — Bei den Reptilien scheinen sich nur die Schlangen ohne vorhergehende Spiele und Kämpfe der Männchen zu paaren. Von den Krokodilen werden Kämpfe der Männchen berichtet, und der Alligator treibt und dreht sich zur Paarungszeit aufgeblasen, mit gehobenem Kopf und Schwanz, vor dem Weibchen auf dem Wasser herum. Das Männchen unserer Zauneidechse umtrippelt das Weibchen mit eigentümlich gekrümmtem Rücken und bogig erhobener Schwanzwurzel und stößt es wohl auch leise mit der Schnauze an. Selbst bei den Schildkröten bilden solche Paarungsspiele die Einleitung zur Begattung. — Am auffallendsten und bekanntesten sind die Balzspiele der Vögel. Der Tanz des balzenden Auer- und besonders Birkhahns mit seinen Drehungen, Verbeugungen und Sprüngen sind oft geschildert und bildlich dargestellt. Kiebitz, Ziegenmelker, Schnepfe und gar manche andere führen zur Balzzeit sonderbare Flugspiele in der Luft aus. Manche Singvögel verbinden mit ihrem Lied einen Balzflug: die Dorngrasmücke, der Steinschmätzer und der Baumpieper erheben sich in die Luft, um sich dann, unter fortwährendem Singen, herabsinken zu lassen, und das Steigen der Lerche bei ihrem Lied ist nichts anderes als ein Balzflug. — Die Säuger zeigen kaum eigentliche Brunstspiele. Der Paarung geht oft ein Jagen des Weibchens durch das Männchen voraus, und das Männchen ist zur Brunstzeit streitsüchtig und aufgeregt; ganz ohne Rücksicht auf das Weibchen erscheint die Beschädigung von Bäumen durch „Schlagen" mit dem Geweih, wie es Hirsch und Rehbock besonders zur Brunstzeit ausführen, gleichsam ein Ausweg für überschüssige Kraft. Wieviel Kraft zu dieser Zeit in Bewegung und Erregung verpufft wird, geht aus der Abmagerung der Hirsche und Rehböcke während der Brunst hervor: dem Rehbock bringt die Brunstzeit eine Gewichtsabnahme von etwa 9%.

Mit der Erregung der Männchen und dem dabei gesteigerten Stoffwechsel scheint auch in manchen Fällen die prächtige Färbung zur Brunstzeit zusammenzuhängen. P. Bert machte nämlich die Beobachtung, daß ein Gründling (Gobio gobio L.), den man in reinem Sauerstoff liegen läßt, Prachtfarben annimmt, wie sie sonst das Hochzeitskleid der Fische zeigt; es ist daher wahrscheinlich, daß dieses ebenso der gesteigerten respiratorischen Tätigkeit der Brunstzeit zu verdanken ist, wie es denn auch vergeht, wenn der brünstige Fisch an Sauerstoffmangel zugrunde geht.

d) Theoretische Betrachtungen über die sekundären Geschlechtsmerkmale.

α) Ursprung der sekundären Geschlechtsmerkmale.

In allen sekundären Merkmalen, wodurch die Geschlechter voneinander abweichen, scheint das Weibchen fast ausnahmslos den ursprünglicheren Zustand darzustellen als das Männchen. Dieses letztere hat sich umgewandelt, ja vielfach stellen sich seine besonderen Merkmale, wie Farbenpracht, Hautauswüchse und Anhänge, duftende Sekrete überhaupt nur zur Brunstzeit bei ihm ein, um dann wieder zu verschwinden; vor- und nachher sehen sich Männchen und Weibchen oft sehr ähnlich, wie bei Bitterling, Regenmolch oder den Enten. Ja die Zahl der Fälle, wo die geschlechtlichen Unterschiede erst zur Paarungszeit auftreten, erscheint noch viel größer, wenn wir bedenken, daß das Kleid der fertigen Insekten auch ein Hochzeitskleid ist; denn der fertige Zustand kann hier geradezu als Fortpflanzungsform betrachtet werden im Gegensatz zu der Ernährungsform, die durch die Larve dargestellt wird; bei den Larven aber sind die Geschlechter äußerlich

nicht oder schwer unterscheidbar, wenn man von einigen Ausnahmefällen (Schwammspinner Liparis dispar L. u. a.) absieht. Nur in seltenen Fällen ist das Weibchen das beweglichere (vgl. oben) oder das lebhafter gefärbte, wie bei den Odinshühnern (Phalaropus).

Über die Ursache dieser Erscheinung ist schon viel gestritten worden, und es gibt eine ganze Anzahl von Theorien über die Entstehung der sekundären Geschlechtsmerkmale der Männchen. Wir glauben, daß unsere Erkenntnis wesentlich gefördert wird, wenn wir zuvor noch eine wichtige Tatsache betrachten: das ist die größere Variabilität der Männchen gegenüber den Weibchen. Zahlenmäßige Untersuchung hat gezeigt, daß bei dem Einsiedlerkrebs Eupagurus prideauxi Leach das Männchen in bezug auf bestimmte Ausmaße der Kopfbrust und Scheren beträchtlich variabler ist als das Weibchen. Dasselbe gilt von den Drohnen der Bienen gegenüber den Arbeitern. Sehr auffallend ist die Variabilität bei den Männchen vieler Käfer mit stark ausgebildeten sekundären Geschlechtsmerkmalen: überaus wechselnd ist die Größe und Ausbildung der Oberkiefer bei den Hirschkäfermännchen (Lucanus cervus L.); bei einem Verwandten Cladognathus tarandus Thubg. variieren die großen Oberkiefer so sehr, daß sich alle Übergänge von den bestentwickelten Männchen bis zu den Weibchen finden lassen. In ähnlicher Weise variieren die phantastischen Hörner auf Kopf und Vorderbrust mancher Blatthornkäfermännchen, z. B. beim Nashornkäfer (Oryctes nasicornis L.), bei dem indischen Xylotrupes gideon L. (Abb. 315) oder beim Atlaskäfer (Chalcosoma atlas L.) und vielen anderen. Ganz analoge Verhältnisse finden sich in einer dritten Käferfamilie, bei den Staphyliniden: eine Art der Gattung Bledius trägt zwei seitliche Hörner auf dem Kopfe und ein medianes auf dem Halsschild; es finden sich am gleichen Ort Stücke, bei denen die ersteren rudimentär und das Horn des Halsschildes lang ist, und andere mit langen Vorsprüngen am Kopf und kurzem Horn auf dem Halsschild, und dazwischen Übergänge. Ähnliches zeigt die Gattung Siagonium. Unter den Schmetterlingen kommt die Variabilität der Männchen nicht so durchgehends zu deutlichem Ausdruck. Bei den Varietäten des prächtigen tropischen Papilioniden Ornithoptera priamus L. sind die Weibchen einander sehr ähnlich, während die Männchen in ihrem Farbenkleid beträchtlich voneinander abweichen. Dem stehen allerdings andere Schmetterlingsarten gegenüber, die zu einer Männchenform eine Anzahl verschieden gefärbter Weibchenformen besitzen, wie Papilio merope L., Hypolimnas bolina L. und H. misippus L.; aber hier liegen besondere Verhältnisse vor: die Variabilität der Weibchen wurde dadurch erhalten und befördert, daß sie anderen Schmetterlingsarten, die ihres üblen Geschmackes wegen von den Feinden gemieden werden, in Färbung und Zeichnung gleichen und dadurch geschützt sind, und zwar an verschiedenen Orten anderen Arten (vgl. bei Mimikry im 2. Band). Im übrigen zeigen sich die Männchen von Hypolimnas bolina L. überaus variabel in der Größe: während man in Amboina oft wahre Riesen von mehr als 90 mm Spann-

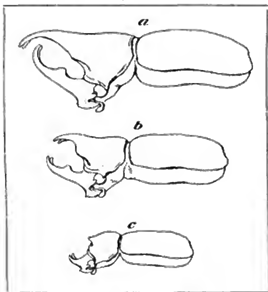


Abb. 315. Verschieden gestaltete Männchen des javanischen Blatthornkäfers Xylotrupes gideon L. Schematisch, mit Fortlassung der Beine. Nach Bateson und Brindley.



Kampfläufer (Machetes pugnax L.) Drei verschieden gefärbte Männchen und rechts hinten ein Weibchen.

weite trifft, kommen auf Ceylon zwerghafte Männchen von nur 50 mm vor. Wenn man an unseren Tagfaltern durch Einfluß erhöhter oder herabgesetzter Temperatur Abänderungen hervorruft, so liefern die Männchen die größere Zahl von Aberrationen. Äußerst variabel sind die Männchen des Ohrwurms (Forficula auricularia L.) in bezug auf die Zange ihres Hinterleibsendes: während bei den Weibchen die Variationsbreite dieser Gebilde wahrscheinlich weniger als 1 mm beträgt, mißt bei den Männchen die kleinste Zange 2,5 mm, die größte 9 mm. Auch bei manchen Spinnenarten (aus den Gattungen Linyphia, Theridium u. a.) sind die Männchen variabel, so daß sie in zwei Formen vorkommen, die einen mit schwachen, die andern mit verlängerten und starken Kiefertastern.

Das auffälligste Beispiel für die Variabilität der Männchen in der Reihe der Wirbeltiere bietet der Kampfläufer (Machetes pugnax L.) (Taf. 10); hier sind kaum zwei Männchen in der Färbung des Hochzeitskleides einander gleich: die Halskrause ist „auf schwarzblauem, schwarzem, schwarzgrünem, dunkelrostbraunem, rostbraunem, rostfarbigem, weißem oder andersfarbigem Grunde heller oder dunkler gefleckt, gebändert, getuscht oder sonstwie gezeichnet". Bei dem Sperling wurde in Amerika, wo er unter neuen Bedingungen stärker zum Abändern neigt als in Europa, zahlenmäßig die stärkere Variation des Männchens nachgewiesen. Eine genaue Untersuchung einer großen Anzahl unseres gemeinen Wiesels (Putorius vulgaris L.) ergab eine besonders starke Variation der Männchen in Körperbau, Größe und Färbung. Von dem Löwen hat man eine Anzahl Unterarten gemacht, die sich in der Hauptsache durch Ausbildung und Färbung der Mähne bei den Männchen unterscheiden. Die ungemeine Variabilität in den Geweihen des Hirsches und Rehbocks ist zur Genüge bekannt. Bei der Untersuchung der Müllerschen Drüsen an den Vorderbeinen des Schweines erwiesen sich die Männchen um 2,5% variabler als die Weibchen. Für den Menschen schließlich, das meist untersuchte Lebewesen, liegen eine große Anzahl von Angaben über die stärkere Variabilität der Männer vor. So finden sich Muskelvarietäten bei Männern einhalbmal häufiger als bei Weibern; von 125 Fällen überzähliger Finger kommen 86 auf Männer, 39 auf Weiber; die Vermehrung der Rippenzahl ist bei den Männern dreimal so häufig als bei den Weibern; auch Vermehrung der Zahl der Wirbel vor dem Kreuzbein ist bei den Männern häufiger.

Diese größere Variabilität der Männchen muß wohl in den Geschlechtsverhältnissen ihre Grundlage haben und bezieht sich in vielen Fällen gerade auf die sekundären Geschlechtsmerkmale. Sie erinnert an die gesteigerte Variabilität bei den domestizierten Tieren. Darwin, der deren Variieren auf das genaueste studiert hat, sagt darüber: „von allen Ursachen, die Variabilität veranlassen, ist wahrscheinlich ein Übermaß von Nahrung, mag sie ihrer Natur nach verändert sein oder nicht, das wirksamste." Es liegt nahe zu fragen, ob bei den Männchen solcher Tiere, deren Geschlechter voneinander abweichen, eine ähnliche Ursache in Frage kommen kann. Die Antwort darauf ist früher schon in der Richtung gegeben, daß der materielle Aufwand für die Fortpflanzung bei den Männchen ein viel geringerer ist als bei den Weibchen, und daß somit bei ihnen ein Überschuß bleibt, der nicht verausgabt wird. Diese Ersparnisse an materiellen Leistungen könnten dann wie das Übermaß der Ernährung bei den Haustieren wirken und den Grund für die größere Variabilität bilden, wobei sie zugleich das Material abgeben für die Mehrleistungen der Männchen, sei es an körperlichen Bildungen, sei es an Temperamentsäußerungen und Bewegungsaufwand.

Wenn diese Theorie zunächst bestechend klingt, so hat sie doch große Schwierigkeiten. Eine davon ist der bedeutende Wechsel im Größenverhältnis der Geschlechter. Wären überall die Männchen und Weibchen etwa gleich groß, so würde es weit mehr einleuchten, daß das Männchen dem Weibchen gegenüber Stoffersparnisse machen könnte. Aber wir haben oben gesehen, daß es sehr oft kleiner ist als das Weibchen. Ja, die viel geringeren Ansprüche, die in stofflichen Leistungen an das Männchen gestellt werden, sind es ja gerade, wodurch seine oft so viel geringere Größe ermöglicht wird. Immerhin muß man aber sagen, daß auch dann, wenn man die stofflichen Leistungen auf die Körpergröße berechnet, sie beim Männchen immer noch viel geringer sind als beim Weibchen. Der Hoden des reifen Lachses wiegt 3,3 % des Körpergewichts, der Eierstock 24 %, also das siebenfache; bei der Kröte wiegt der Hoden 0,4 %, der Eierstock dagegen 18,6 %, beim Grasfrosch der Hoden 1,1 %, der Eierstock 33,3 % des Körpergewichts, dort leistet also das Weibchen 46-, hier 30mal so viel als das Männchen. Bei einem Sperlingshahn von 25 g Körpergewicht wiegen die Hoden nur 0,68 g; wenn etwa Dreiviertel dieses Gewichts auf Samen kommt und diese Menge etwa viermal im Jahre produziert wird, so gibt das gegen 2 g Samen, also 8 % des Körpergewichts; das Sperlingsweibchen aber legt im Jahre viermal 5—6 Eier, deren jedes 1,5 g wiegt, zusammen 30 g, also 120 % des Körpergewichts; wenn auch die Qualität der Leistung nicht unmittelbar vergleichbar ist, so bleibt immerhin die bedeutende Mehrleistung des Weibchens einleuchtend. Beim Hund endlich wird das Gewicht der Samenflüssigkeit bei einer Begattung auf etwas mehr als 1 g zu schätzen sein; eine Hündin von 22 kg Körpergewicht bringt mit einem Wurf 10 Junge von je 440 g und liefert damit eine stoffliche Leistung von 4,4 kg. Selbst wenn man 20 Begattungen und mehr auf einen Wurf rechnen wollte, so wäre die Leistung des Weibchens immer noch 200mal so groß als die des Männchens.

Ein Übergewicht der männlichen Leistungen wird aber auch dann bleiben, wenn man annimmt, daß die Bildung der Spermatozoën mit ihrem fein ausgearbeiteten Bau mehr Energie verzehrt als der Aufbau der Eier. Diese Annahme steht freilich ohne Beleg da, und es wird wahrscheinlich nie gelingen, für solchen Mehraufwand irgendwelche Zahlen anzugeben. Aber wir kommen auf einen sichereren Boden, wenn wir die Vergleichung etwas anders anstellen. Unter verwandten Tieren kommen solche vor, bei denen der stoffliche Aufwand der Männchen sehr verschieden ist. Beim Hering z. B. sind in beiden Geschlechtern die Gonaden gleich groß; Fulton gibt das mittlere Gewicht der Eierstöcke bei 16 Weibchen von 28,5 cm Länge auf 35 g, das der Hoden bei 10 Männchen von gleicher Länge auf 35,6 g an; ähnlich ist es bei der Sprotte (Clupea sprattus L.) und beim Wittling (Gadus merlangus L.). Dagegen macht beim Lachs der Eierstock 24 %, der Hoden aber nur 3,3 % des Körpergewichts; bei einem Paar Regenbogenforellen (Salmo irideus W. Gibb.) fand ich den Eierstock 6,7 %, den Hoden 1,6 % des Körpergewichts und bei dem Stichling (Gasterosteus aculeatus L.) den Eierstock 25,6 %, den Hoden 0,57 %. Es ist klar, daß die Männchen des Herings, der Sprotte und der Dorschartigen einen größeren materiellen Aufwand haben als die des Lachses; bei ihnen aber hat das Männchen keine sekundären Geschlechtsmerkmale und Kämpfe um die Weibchen kommen nicht vor, die gesellig laichenden Fische sind temperamentlos; beim Lachs, der Forelle und dem Stichling jedoch zeigen die Männchen ein ausgesprochenes Hochzeitskleid; beim Lachs schwartenartige Hautverdickung, flammende Farbenpracht, bei älteren Männchen Haken des Unterkiefers (Abb. 307); dazu kommen heftige Kämpfe der eifersüchtigen Nebenbuhler. Beim Stichling haben wir außerdem noch die Bemühungen für

den Nestbau und die Brutpflege. Im Zusammenhange damit ist folgendes bemerkenswert: wo bei den Fischen die Geschlechter sich paaren, und somit die Besamung der Eier sparsam, zuweilen durch vorausgegangene Begattung besorgt wird, wo die Männchen also wenig Samen verbrauchen, da führen sie im allgemeinen auch Liebesspiele aus, legen ein Hochzeitskleid an, bekämpfen Nebenbuhler und üben zuweilen Brutpflege: so der Stichling, der Bitterling, die Ellritze und viele unserer beliebtesten Aquariumfische, wie Großflosser (Polyacanthus), Gurami (Osphromenus), Kampffisch (Betta pugnax Cant.). Die gesellig laichenden Weißfische dagegen mit großem Samenverbrauch haben weder Liebesspiele, noch Kämpfe, noch Brutpflege, und das Hochzeitskleid der Männchen ist sehr bescheiden (Brunstausschlag) und wird zuweilen von den Weibchen geteilt. Im gleichen Sinne läßt sich die Tatsache deuten, daß bei dem Wassertreter oder Odinshuhn (Phalaropus), wo die Weibchen ein farbenprächtigeres Kleid haben als die Männchen, das Weibchen nur vier, im Verhältnis zum Vogel kleine Eier legt und die Ausbrütung der Eier sowie die Sorge für die Jungen dem Männchen obliegt. Ferner fehlen bei den Vögeln auffälligere Geschlechtsmerkmale der Männchen überall dort, wo die Eierzahl der Weibchen nur 1 oder 2 beträgt, bei den Alken und Pinguinen, den Tauben und den Papageien. So sind auch bei den mistfressenden Blatthornkäfern die Männchen da, wo sie sich an der Versorgung der Brut nicht beteiligen, oft mit Hörnern und Auswüchsen ausgestattet (Ontophagus), wo aber beide Geschlechter arbeiten, wie bei den Gattungen Ateuchus, Sisyphus und Aphodius, fehlen den Männchen solche Auszeichnungen.

Auf der anderen Seite kommen bei den Coelenteraten, den Stachelhäutern und den meisten Ringelwürmern sekundäre Geschlechtsunterschiede nicht vor. Hier werden die Eier und die Samenfäden in das Wasser entleert und die Samenfäden müssen die Eier aufsuchen; es würden sehr viele Eier unbefruchtet bleiben, wenn nicht die Überzahl der Samenfäden ungeheuer wäre. So sind denn auch in diesen Fällen männliche und weibliche Gonaden gleich groß. Bei einem Seeigel, Strongylocentrotus lividus Lam., war das Gewicht der Eierstöcke bei 7 Weibchen im Durchschnitt 5,3 %, bei 4 Männchen 5,9 %, oder bei einem Weibchen von 55 g wogen die Eierstöcke 4,5 g, bei einem gleichschweren Männchen 4,7 g. Auf der anderen Seite sind in einem Fall von auffallendem Geschlechtsdimorphismus bei den Ringelwürmern auch die Leistungen der Geschlechter verschieden. Die durch Sprossung entstandenen Männchen und Weibchen von Autolytus sind so verschieden, daß man sie früher verschiedenen Gattungen zugeteilt und jene Polybostrychus, diese Sacconereis genannt hätte. Bei Autolytus varians Verrill sind die Männchen 5 mm, die Weibchen nur 3—4 mm lang, und die großen Unterschiede im Aussehen zeigt die Abb. 305; bei den Männchen werden hier die Spermatozoën nur in 3, bei anderen Arten in 5 Segmenten gebildet, während bei den reifen Weibchen die Eier den ganzen Körper füllen und selbst bis in die Parapodien eindringen; wahrscheinlich findet eine Art Begattung statt, denn das Weibchen übt Brutpflege, indem es die Eier nach der Ablage in einem Sack aus erhärtendem Sekret herumträgt, wo sie sich entwickeln; es leistet also noch eine weitere, auf Stoffverbrauch gegründete Arbeit.

Ferner zeigt eine Zusammenstellung, daß fast überall bei solchen Tieren, wo das Männchen an Größe das Weibchen übertrifft, wo also am ehesten an eine Verwendung des Überschusses zu anderen Zwecken als zu gewöhnlichem Wachstum zu denken ist, deutliche sekundäre Geschlechtsmerkmale bei dem Männchen auftreten; als Ausnahmen kann ich nur die Wasserspinne (Argyroneta aquatica Cl.) und einige Zahnwale (z. B. Physeter macrocephalus Lac.) nennen. Dagegen trifft jene Regel zu unter den Käfern bei den

Lucaniden und den Blatthornkäfern; bei den Fischen ist mir nur ein Fall von überwiegender Größe des Männchens bekannt, bei Polyacanthus, wo zugleich neben prächtigsten Farben im Hochzeitskleid stark verlängerte Flossen auftreten; unter den Schwanzlurchen sind gerade die mit mächtigem Rückenkamm versehenen Formen der Wassermolche, Molge vulgaris L., cristata Laur. und besonders M. vittata Gray mit seinem extrem entwickelten Kamm, im männlichen Geschlecht größer; bei den kammlosen Formen dagegen, wie M. boscae Lat. und M. italica, sind die Weibchen größer. Unter den Reptilien sind es speziell die Agamen und Leguane, wo das Männchen oft bedeutend größer ist als das Weibchen und sich zugleich durch Kämme, Hautlappen, Hörner u. dgl. Zierrate vor ihm auszeichnet. Je bedeutender der Größenunterschied zwischen den Männchen und Weibchen bei den Eidechsen, umso prächtiger ist ihr Hochzeitskleid: unsere Bergeidechse (Lacerta vivipara Jacq.) zeigt wie in der Größe so auch in der Färbung und Form sehr wenig Unterschiede zwischen den Geschlechtern; bedeutender sind diese bei der Zauneidechse (L. agilis L.), und sie werden in beiden Beziehungen, Größe und Färbung, sehr beträchtlich bei den großen Eidechsen des Mittelmeergebiets, der Smaragdeidechse (L. viridis major Blgr.) und der Perleidechse (L. ocellata Daud.). Bei den Krokodilen, wo die Männchen größer sind als die Weibchen, wissen wir von sekundären Geschlechtsmerkmalen und von lebhaften Liebesspielen und Kämpfen. Unter den Vögeln kennen wir die ausgesprochensten Geschlechtsunterschiede bei den Paradiesvögeln, den Kolibris, den Hühnervögeln und den Straußen, und überall sind die Männchen bedeutend größer als die Weibchen. Ja, man kann bei unseren Waldhühnern in deutlichen Abstufungen verfolgen, wie Größenunterschied und Ausbildung der sekundären Geschlechtsmerkmale gleichen Schritt halten: bei Auer- und Birkhuhn sind die Weibchen um ein Drittel kleiner als die Männchen, und die Geschlechter in Farbe und Befiederung sehr verschieden; beim Haselhuhn ist der Größenunterschied etwa 5:4 oder 6:5, und die Unterschiede sind geringer; noch unbedeutender sind sie beim Schneehuhn, wo das Größenverhältnis 15:14 beträgt. — Auch bei den Säugern finden wir, daß dort, wo die Männchen an Größe überwiegen, auch die sekundären Geschlechtsmerkmale stark ausgebildet sind: so bei den in Herden und Rudeln lebenden Wiederkäuern, wie Hirsch und Wisent, bei den großen Affen, wie Pavianen, bei den Robben und ganz besonders jenen mit mächtigem Größenunterschied zwischen den Geschlechtern, wie dem Seelöwen (Macrorhinus) und der Klappmütze (Cystophora).

Das ist mindestens ein sehr interessantes Zusammentreffen, und ich bin der Ansicht, daß es in dem angegebenen Sinne gedeutet werden kann. Aber es ist ungeheuer schwer, eine Vermutung darüber auszusprechen, weshalb bei so vielen Tieren, wo die Männchen kleiner oder doch nicht größer sind als die Weibchen, wo aber sonst die Vorbedingungen für materielle Ersparnisse beim Männchen zuzutreffen scheinen, das männliche Geschlecht keine sekundären Geschlechtsmerkmale zeigt z. B. beim Feuersalamander, während bei anderen, wo wir keinen sonderlichen Unterschied erkennen können, solche vorhanden sind. Wie kommt es, daß sich bei der Bergeidechse die Geschlechter fast gleichen, während sie bei der Zauneidechse verschieden sind? Wie kommt es, daß bei der lebendig gebärenden Aalmutter (Zoarces vivipara Cuv.), wo doch eine innere Befruchtung, also äußerste Sparsamkeit von Sperma, stattfindet, das Männchen so geringe sekundäre Geschlechtsmerkmale, nur Färbungsunterschiede an Bauch und Flossen, aufweist? Und solche Fragen ließen sich unendlich häufen. Unsere mangelhafte Kenntnis der Bedingungen macht die Aufklärung solcher Verhältnisse zur Zeit noch unmöglich. Ein wichtiges Moment, dessen

Einwirkung auf die sekundären Geschlechtsmerkmale nicht zu verkennen ist, sei hier noch erwähnt: das Zahlenverhältnis der Geschlechter.

Die stoffliche Beanspruchung der Männchen stellt sich unter sonst gleichen Bedingungen natürlich dort am günstigsten, wo auf ein Weibchen mindestens ein Männchen kommt; wenn dagegen die Männchen in der Minderzahl sind, dann wird die Beanspruchung des einzelnen zunehmen. Das Geschlechtsverhältnis wird am besten so angegeben, daß die Zahl der Weibchen auf 100 angenommen und die entsprechende Anzahl der Männchen berechnet wird. In der Auswahl der Zahlen muß man sehr vorsichtig sein; denn nur einwandfreie und vollständige Zählungen geben zuverlässige Ergebnisse, und die Fehlerquellen sind sehr zahlreich. So erscheinen z. B. beim Maikäfer wie bei so vielen anderen Insekten die Männchen früher als die Weibchen, und es wurden am 11. Mai 65 Männchen auf 35 Weibchen, am 25. Mai nur noch 26 auf 74 Weibchen gezählt. Wenn man die Feuersalamander nach dem ersten warmen Frühlingsregen sammelt, wo die Weibchen zur Ablage der Jungen in Scharen zum nächsten passenden Gewässer eilen, wird man eine große Überzahl von Weibchen bekommen, während man bei einer Prüfung durch die ganze gute Jahreszeit gleiche Zahlen von beiden Geschlechtern erhält. Hungerzuchten von Schmetterlingen ergaben überwiegend Männchen, weil die weiblichen Puppen dabei leichter zugrunde gehen.

In sehr vielen Fällen hält sich dies Verhältnis nahe an 100. So stellt es sich bei Schmetterlingen nach ausgedehnten Zuchten aus den Eiern (32000 Stück in 40 Arten) im Durchschnitt auf 106,9, also auf 100 Weibchen kommen 106,9 Männchen. Bei dem Hering ist es 101, bei der Sardine (Engraulis encrasicholus L.) 115, bei der Makrele (Scomber scomber L.) 85,5; dagegen soll es beim Dorsch (Gadus morrhua L.) 75, beim Schellfisch (G. aeglefinus L.) nur 53, bei der Kroppe (Cottus gobio L.) aber 188, beim Angler (Lophius piscatorius L.) 385 sein. Bei Kochinchinahühnern ist etwa 95 ermittelt, für die Lerche und den Stieglitz soll es nahe an 100 sein; 100 ist es auch beim Turmfalken, 114 bei der Waldohreule, 125 beim Bussard, 157 beim Eichelhäher, dagegen 87 beim Habicht, 70 beim Sperber. Bei englischen Rennpferden ist es 99,7, bei englischen Windspielen 110,0, bei Leicester-Schafen 96,7, bei Rindern 94,4, bei Schweinen 117. Bei manchen Arten werden aber gewaltige Überzahlen von Männchen angegeben, so für die Weidenholz-Gallmücke (Cecidomyia saliciperda Duf.) 300, für den Schlehenspinner (Orgyia antiqua L.) 800 und für die Fichten-Gespinstwespe (Lyda hypotrophica Htg.) sogar 1330. Andererseits kann aber auch die Zahl der Männchen auffallend gering sein: bei den Alciopiden unter den Ringelwürmern scheinen die Männchen weit weniger zahlreich zu sein als die Weibchen; bei Tintenfischen ist das Verhältnis sehr klein, nämlich beim Kalmar (Loligo) 16,6, beim Pulp (Octopus) 33,3; bei einer Scholle (Hippoglossoides limandoides Bl.) ist das Verhältnis nur 12, für den Schlammpeitzger (Cobitis fossilis L.) ermittelte Canestrini das Verhältnis 11, für den Flußbarsch soll es bei Paris nach Cuvier und Valenciennes nur 2 (?), bei Salzburg 10 sein, während Siebold bei München 47 fand. Solche Fälle sind für uns besonders interessant, denn sie bieten eine Erklärung für das Fehlen auffallender Geschlechtsmerkmale bei diesen Tieren. Bei den Alciopiden findet eine Begattung statt, denn man findet die zu Samenhältern umgewandelten Segmentanhänge des 5. Körpersegments beim Weibchen mit Samen angefüllt; wahrscheinlich aber begattet ein Männchen zahlreiche Weibchen, denn es hat in 14 oder 15 Segmenten je ein Paar Samenblasen, und in den gleichen Segmenten finden sich je ein Paar Drüsenhügel, die offenbar ein Zusammenkleben mit dem Weibchen bei

der Begattung bewirken; da jede Samenblase eine besondere Ausmündung hat und Vorrichtungen zu gemeinsamer Ausleitung des Samens aus den zahlreichen Samenblasen fehlen, findet offenbar die Begattung wiederholt statt, jedesmal unter Leerung eines Paares von Samenblasen. Auch bei den Tintenfischen Octopus und Loligo findet eine Begattung statt, und wir könnten ausgesprochene Geschlechtsmerkmale erwarten, wenn nicht auf ein Männchen 3 bezw. 6 Weibchen kämen. Beim Schlammpeitzger ist die Befruchtung der Eier so, daß sich das Männchen dem Weibchen eng anschmiegt; sie scheint also sehr sparsam zu sein; aber die Überzahl der Weibchen, 9 auf ein Männchen, erklärt den vergrößerten Aufwand und den Mangel an Auszeichnungen der Männchen.

Auch die Kompensationserscheinungen beim Auftreten von zweierlei sekundären Geschlechtsmerkmalen lassen sich zur Begründung der hier vertretenen Auffassung anführen. Die Bockkäfer sind in ihren gewöhnlichen Arten durch sehr lange Fühler der Männchen ausgezeichnet; bei den ursprünglichsten Formen jedoch haben die Männchen noch kurze Fühler, aber verlängerte Oberkiefer; schreitet man in der Reihe dieser Käfer fort, so findet man solche bei denen die Fühler länger, die Kiefer aber stetig kürzer werden, ja, wir kennen eine Art (Acanthophorus confinis Lameere vom Kongo), bei der zweierlei Männchen vorkommen, das eine mit kürzeren Fühlern und stärkeren Oberkiefern, das andere mit längeren Fühlern und kurzen Kiefern. Ein ähnlicher Fall wurde oben für die Hörner auf Kopf und Halsschild bei den Männchen von Bledius geschildert. Es ist weiterhin eine bekannte Tatsache, daß die besten Sänger unter unseren Singvögeln, z. B. Nachtigall und Grasmücken ein anspruchsloses Kleid haben, während prächtige Männchen, wie der Gimpel, zu weniger stimmbegabten Arten gehören. Es ist gleichsam ein „Fond“ vorhanden, von dem die sekundären Geschlechtsmerkmale bestritten werden, und wird auf der einen Seite mehr verbraucht, muß auf der anderen gespart werden.

Die Hypothese, daß die sekundären Geschlechtsmerkmale der Männchen Überschußbildungen sind aus Ersparnissen bei der Bildung der Geschlechtsprodukte, bedarf noch weiterer Begründungen, um genügende Wahrscheinlichkeit zu erlangen. Wie dem aber auch sei, so erklärt sie immer nur das Vorhandensein irgendwelcher solcher Merkmale, nicht aber, warum sie nach dieser oder jener Richtung ausgebildet sind. Gerade das richtungslose Variieren der Männchen wird durch die Hypothese verständlicher. Die biologische Bedeutung ist nicht für alle sekundären Geschlechtsmerkmale die gleiche. Manche von ihnen dienen dazu, die Begattung zu erleichtern, indem sie entweder beim Festhalten der Weibchen von Nutzen sind oder zum Auffinden desselben oder zum Sieg im Kampfe mit den Nebenbuhlern. Es ist leicht zu verstehen, wie Merkmale dieser Art entstanden sind; solche Männchen, die in jener Weise besser ausgerüstet waren, welche stärkere Haftzangen, schärfere Sinnesorgane, größere Muskelkraft und mächtigere Waffen besaßen, gelangten bei reichlicher Bewerberschaft leichter zur Fortpflanzung als ihre Konkurrenten und konnten die Eigenschaften, die ihnen von Vorteil waren, auf ihre Nachkommen vererben, die ihrerseits bei der Fortpflanzung dadurch im Vorteil waren. So tritt eine Auswahl der für die Fortpflanzung passendsten Männchen ein, die allmählich die vervollkommneten Geschlechtsmerkmale zur allgemeinen Eigenschaft bei den Männchen der betreffenden Art machen muß. Grundbedingung für eine solche Auslese ist eine Überzahl von Männchen, die ja auch bei Arten, deren Geschlechtsverhältnis jetzt gleich oder kleiner als 100 ist, zeitweise vorhanden gewesen sein mag oder periodisch infolge äußerer Verhältnisse, wie bei den Hungerzuchten der Schmetterlinge, eingetreten ist.

Sicher aber ist diese Erklärungsweise nicht für alle sekundären Geschlechtsmerkmale möglich. Schöne Farben, plastische Bildungen wie Hörner, Rückenkämme, Hautanhänge und dergleichen, besonderer Duft des Männchens, Temperamentsäußerungen wie Liebesspiele konnten dem Männchen nicht bei der Auffindung und Gewinnung des Weibchens von Nutzen sein. Darwin suchte sie vielmehr durch die wählende Tätigkeit der Weibchen zu erklären: die schöneren farbenprächtigen oder plastisch geschmückten Männchen, die stärker duftenden oder die besser hofierenden gefielen den Weibchen besser oder, wie wir jetzt sagen, erregten sie stärker, wurden von ihnen bevorzugt und konnten so diese Eigentümlichkeiten, die ihnen zu dem Vorzug verhalfen, leichter als die minder schönen und daher minder begünstigsten Konkurrenten auf Nachkommen vererben, die dann in gleicher Weise davon Vorteil hatten. Auf diese Weise konnten auch solche „ästhetischen" Merkmale bei den Männchen der Art allgemein werden. Darwin bezeichnet das als geschlechtliche Zuchtwahl. Wiederum ist Bedingung für die Wirksamkeit einer solchen Auswahl die Überzahl der Männchen; diese kann ja vorhanden sein oder wenigstens gewesen sein. Mit großer Wahrscheinlichkeit ist eine solche Überzahl dort vorhanden, wo die Männchen in Polygamie leben, also bei vielen Hühnervögeln, den Straußen, zahlreichen Wiederkäuern, Robben und Affen, und in diesen Fällen tragen die Männchen in der Tat auffallende Geschlechtsmerkmale, man vergleiche nur die polygamen Fasanen und den Pfau mit dem monogamen Rebhuhn und Perlhuhn; aber nicht in diesen Fällen allein. Es ist nur die Frage, ob wir eine solche abschätzende Urteilsfähigkeit bei Tieren überhaupt annehmen dürfen und ob Tatsachen für ein Auswählen der Männchen durch die Weibchen angeführt werden können.

Daß in manchen Fällen eine solche Erklärung zutrifft, muß zugegeben werden. Es ist sicher und kann jederzeit experimentell dargetan werden, daß bei manchen Tieren der Duft eines Männchens der gleichen Art das Weibchen geschlechtlich erregt und der Begattung zugänglich macht. Darauf gründet sich z. B. das Verfahren bei der Zucht von Schmetterlingsbastarden: das Weibchen läßt ein Männchen einer fremden Art zur Begattung nur zu, wenn sich ein Männchen seiner Art in der Nähe befindet und es durch dessen Geruch gleichsam getäuscht wird. Ja, manche Abarten sind der Stammart im Duft entfremdet, z. B. Callimorpha dominula L. und var. persona Hb., so daß die Männchen der einen von den Weibchen der anderen nicht zur Begattung zugelassen werden. So müssen auch bei Bastardierungen von Pferd und Esel die zur Kreuzung verwendeten Tiere frühzeitig an den Geruch der andern Art gewöhnt werden. Ja, die Vorgänge vor der Begattung des Wurzelspinners (Hepialus hectus L.) lassen sich ungezwungen so deuten, daß hier eine instinktive Wahl durch die Weibchen stattfindet: die Männchen fliegen jedes an einer beschränkten Stelle nicht hoch über dem Erdboden hin und her und entfalten dabei ihr Duftorgan; wo mehrere Männchen nebeneinander pendeln, kann man beobachten, wie ein Weibchen, vom Duft gelockt, anfliegt, das eine Männchen aber nach kurzer Annäherung läßt und mit dem anderen zur Begattung davonfliegt. Auch die Grillenweibchen scheinen, durch die Musik der Männchen angelockt, diese aufzusuchen. Ob aber auch die Sehorgane der Insekten ausreichen, um ein Männchen als etwas schöner gefärbt oder gestaltet vor dem andern zu erkennen, das ist eine Frage, die kaum bejaht werden kann. Ja, man kann sogar behaupten: bei vielen dieser Insekten findet gar keine Auswahl unter den Männchen statt; denn es kommen z. B. bei den Käfern aus den Familien der Hirschkäfer und Blatthornkäfer nebeneinander Männchen vor, die die Zieraten in höchster Ausbildung besitzen, und andere, wo diese

eben nur angedeutet sind, und bei Xylotrupes gideon L. ist direkt beobachtet, daß die Weibchen zwischen großen und kleinen Männchen keinen Unterschied machen. Es zeigt sich auch, daß die Spinnerweibchen, die man zum Anlocken der Männchen aussetzt, das erste anfliegende Männchen ihrer Art zur Begattung zulassen und keinerlei Auswahl üben. Viele Tagfaltermännchen, wie der Feuervogel (Polyommatus phlaeas L.), Schillerfalter und Aurorafalter, kommen gewöhnlich nur in abgeflogenem, unscheinbarem Zustand zur Begattung. Auch bei den Fischen und Amphibien ist es sehr zweifelhaft, ob eine Wahl von seiten der Weibchen stattfindet; im Gegenteil wurde bei den prächtig gefärbten und mit verlängerten Flossen ausgestatteten Männchen von Polyacanthus im Aquarium beobachtet, daß er das Weibchen aussucht und ihm nicht genehme Weibchen jagt, beißt und selbst tötet — allerdings ist dabei immerhin die Frage, ob die Verhältnisse in der Gefangenschaft denen in der freien Natur entsprechen.

Bei Reptilien, Vögeln und Säugern können wir vielleicht voraussetzen, daß die Fähigkeiten für die Ausübung einer Wahl vorhanden seien. Wenn man aber die Gleichgültigkeit der Pfauenhennen gegenüber der entfalteten Pracht des Hahnes betrachtet oder wenn eine Birkhenne sich mit einem jungen Männchen, das sich nicht auf den Kampfplatz wagt, hinwegstiehlt, oder wenn die Alttiere sich von jungen Hirschen begatten lassen, während der Brunsthirsch ein Schmaltier treibt, so macht das sehr zweifelhaft an einer steigernden Wahl der Weibchen. Andrerseits entfalten männliche Vögel zur Brunstzeit ihre Reize, auch wenn kein Weibchen zugegen ist, wie männliche Paradiesvögel, Büffelweber und Seidenstare, die ohne Weibchen in Gefangenschaft sind. Die Kampfläufer (Machetes) führen ihre Scheinkämpfe häufig in Abwesenheit von Weibchen aus; der Puter kollert und schlägt sein Rad bei jeglicher Erregung, mag sie durch Anwesenheit von Weibchen oder durch einen Hund oder einen ihn reizenden Menschen hervorgerufen sein. Diese Äußerungen entbehren also der direkten Beziehung auf das Weibchen.

Solche Schwierigkeiten fallen weg durch die Annahme, daß diese „Zieraten“, die Farbenpracht und Formenfülle, nur ein Ausfluß des Überschusses sind, der infolge der geringeren materiellen Leistungen bei dem Männchen vorhanden ist, und daß sie sich auch unabhängig von einer Wahl durch die Weibchen bilden können. Sie entspringen der durch den Überschuß gesteigerten Variabilität der Männchen. Wo durch gesteigerten Wettbewerb der Männchen um die Weibchen die Größe der Männchen zugenommen hat, wie bei den polygamen Vögeln und Säugern, da ist auch jener Überschuß gestiegen.

β) Korrelation der sekundären Geschlechtsmerkmale zu den Gonaden.

Wodurch wird nun die eigenartige Verwendung einer gewissen Stoffmenge zu sekundären Geschlechtsmerkmalen, also beim Männchen in anderer Weise als es bei Weibchen vorkommt, bedingt; wie kommt es, daß diese Stoffe nur in dem einen Geschlechte in ganz bestimmte Wege geleitet werden? Es sind zwei Annahmen möglich, daß dieser Geschlechtscharakter dem Körper von den primären Geschlechtsmerkmalen, von den Gonaden, ihren Ausführgängen und deren Anhangsdrüsen aufgeprägt wird, und daß die sekundären Merkmale zu den primären in Korrelation stehen, oder aber der Körper ist von Anfang an in seiner Gesamtheit geschlechtlich bestimmt, und die sekundären Geschlechtsmerkmale treten infolge dieser geschlechtlichen Veranlagung auf, oder wenigstens wird ein etwaiger bestimmender Einfluß der Gonaden erst durch diese Veranlagung möglich. Die Antwort kann man durch Entfernung der Gonaden, durch Kastrationsversuche zu geben suchen. Man

weiß, daß Kapaunen, Wallachen, Ochsen, Hammel, kastrierte Eber und menschliche Kastraten in ihrem Aussehen und Benehmen von den normalen männlichen Tieren abweichen; aber sie gleichen doch nicht den Weibchen. Bei vollständig operierten Kapaunen wachsen die Kämme und Lappen am Kopfe nicht nur nicht weiter, sondern sie werden sogar kleiner als bei der Henne, auch krähen die Kapaunen nicht; aber sie haben die Sporen und Sichelfedern des Hahnes. Bleibt jedoch nur ein erbsengroßes Stück der Hoden zurück, so ist überhaupt kein Einfluß der Kastration auf die sekundären Geschlechtsmerkmale zu beobachten. So bekommen nach frühzeitiger Kastration die Widder keine Hörner und keinen Bocksgeschmack, die Stiere erhalten eine andere Schädelform und längere Hörner, bei den Ebern wachsen die Eckzähne nicht zu Hauern aus und die Männer bekommen keinen Bart, ihr Kehlkopf erweitert sich nicht und die Stimme bleibt daher hoch. Spätere Kastration aber hat viel geringeren Einfluß, und dieser betrifft hauptsächlich die periodisch auftretenden Geschlechtsmerkmale: beim Hirsch z. B. verhindert frühzeitige Kastration völlig das Auftreten von Stirnzapfen und Geweihen; spätere Kastration aber führt je nach der Zeit, wo sie geschieht, zu vorzeitigem Abwurf oder zur Bildung von Perückengeweihen; dabei ist es interessant, daß bei einseitiger Kastration diese Mißbildung auch nur einseitig, und zwar auf der Gegenseite auftritt. Dagegen hat frühzeitige Kastration von Schmetterlingsraupen gar keinen Einfluß auf die sekundären Geschlechtsmerkmale des ausschlüpfenden Schmetterlings, ja nicht einmal die gelungene Überpflanzung der Gonaden des anderen Geschlechts vermag sie zu beeinträchtigen, wie Meisenheimers Versuche an den Raupen des Schwammspinners mit Sicherheit zeigen. Ein allgemeingültiges Ergebnis über den Zusammenhang der sekundären Geschlechtsmerkmale mit den Gonaden ist aus diesen Tatsachen nicht zu folgern. Im ganzen scheint daraus hervorzugehen, daß das Geschlecht zwar dem ganzen Körper eigen ist, daß aber die Anwesenheit der Gonaden in manchen Fällen für die Auslösung der Bildung sekundärer Geschlechtsmerkmale von Wichtigkeit sind.

Dort, wo die Gonaden entfernt sind, wird der den Männern verfügbare Stoffüberschuß z. T. in andere Wege geleitet. Die kastrierten Männchen der Haustiere sind leichter zu mästen als solche mit normalen Geschlechtsorganen; die Ochsen werden auch größer als die Stiere. Bei Tieren, deren Gonaden in der Entwicklung gehemmt sind, tritt ähnlicher Fettreichtum ein, wie bei den Schwebforellen des Bodensees oder bei den sterilen Äschen, und die Fettfülle des Aales hängt wohl auch damit zusammen, daß im Süßwasser seine Geschlechtsorgane unentwickelt bleiben.

γ) Vererbung männlicher Merkmale auf das Weibchen.

Wenn wir eine geschlechtliche Bestimmtheit des ganzen Körpers annehmen, so muß natürlich die gleiche, schon im Ei vorhandene Ursache, die für die Entwicklung der betreffenden Gonade bestimmend wirkt, auch die sekundären Geschlechtsmerkmale beeinflussen. Merkwürdig ist es aber, daß die Merkmale, die im allgemeinen nur auf das eine Geschlecht vererbt werden, in manchen Fällen auch auf das andere Geschlecht übergehen können. So finden wir bei den Bläulingen Arten, deren Weibchen braun gefärbt sind und andere, deren Weibchen blau sind wie die Männchen; es kommen aber auch Arten vor (Lycaena argiades Pall. und L. orion Pall.), wo neben braunen Weibchen blaue, also solche von der Färbung der Männchen vorhanden sind: sie haben von den Männchen die blaue Bestäubung übernommen. Die Weibchen des Gelbrandes (Dytis-

cus marginalis L.) haben geriefte, die Männchen glatte Flügeldecken; es kommen aber auch vereinzelt Weibchen mit glatten Flügeldecken vor. Bei dem Netzflügler Neurothenius haben einige Weibchen gewöhnliche Flügel, während andere die viel reichere netzförmige Aderung der zugehörigen Männchen zeigen. Die Gabelantilope (Antilocapra americana Ow.) ist im weiblichen Geschlecht meist hornlos; aber bei 20% der Weibchen treten Hörner auf, wenn auch kleinere als bei den Böcken. Bei dem Tüpfelkuskus (Phalanger maculatus Geoff.), einem von Neuguinea bis Celebes verbreiteten Beuteltier, sind im allgemeinen die Männchen weiß gefleckt, die Weibchen einfärbig dunkel; nur auf der Insel Waigiu, nördlich von Neuguinea, sind auch die Weibchen gefleckt. Durch solche Vererbung auf das andere Geschlecht ist es wahrscheinlich auch zu erklären, daß bei manchen Arten Merkmale, die bei verwandten Arten als sekundäre Geschlechtsmerkmale der Männchen auftreten, in beiden Geschlechtern regelmäßig vorkommen. So haben bei manchen Hühnerrassen auch die Weibchen Sporne; beim Ohrenfasan (Crossoptilon auritum Pall.) teilt die Henne das Prachtgewand des Hahnes, es fehlen ihr nur die Sporne; ebenso sind beim Stieglitz die Weibchen den Männchen in der schönen Färbung gleich. Das Rentier ist die einzige Hirschart, die im weiblichen Geschlechte ebenfalls ein Geweih trägt; die anfangs vielleicht nur gelegentlich aufgetretene Vererbung des Geweihes auf das weibliche Tier scheint hier dadurch befördert zu sein, daß das Geweih den Tieren bei der Nahrungssuche auf schneebedecktem Boden zum Wegschieben des Schnees von Nutzen ist. Hier ist die Korrelation zwischen Geweih und Hoden, die bei anderen Hirschen besteht, geschwunden: auch kastrierte Renstiere, Renochsen werfen das Geweih regelmäßig ab und bilden es neu. Während bei den meisten Laubheuschrecken die Schrillorgane an den Vorderflügeln nur in rudimentärem Zustande vorhanden sind, besitzen bei den Sattelheuschrecken (Ephippigera) beide Geschlechter funktionsfähige Schrillapparate an den bei dieser Gattung verkürzten Flügeln; allerdings unterscheiden sich Männchen und Weibchen im Klang der Stimme.

An die besprochene größere Variabilität der Männchen und die Vererbung männlicher sekundärer Geschlechtsmerkmale auf die Weibchen läßt sich eine nicht unwichtige Überlegung knüpfen. Es gibt eine ganze Anzahl von Tiergruppen, bei denen die Männchen deutlich verschieden sind, während die Weibchen nur mit Mühe unterschieden werden können. So ist es in einigen Spinnengattungen (Cheiracanthium, Erigone, Micryphantes u. a.). Bei den Walzenspinnen (Solpugiden) beruhen die artlichen Unterschiede oft fast ganz auf den sekundären Geschlechtsmerkmalen der Männchen, und die Weibchen vieler Arten bieten daher der artlichen Unterscheidung fast unüberwindliche Schwierigkeiten. Bei den Wassermilben von der Gattung Arrhenurus sind die Weibchen kaum zu unterscheiden, eine Schwierigkeit, die sogleich behoben wird, wenn die Männchen mit ihren ganz eigentümlich gebauten Hinterleibsanhängen zu Gebote stehen (Abb. 316). In der südamerikanischen Schmetterlingsgattung Eubagis zeigen die Weibchen durchweg denselben allgemeinen Charakter, so daß sie gewöhnlich untereinander bedeutend ähnlicher sind als ihren eigenen Männchen. Ganz Ähnliches beobachten wir z. B. bei den Fasanen, deren Männchen so entschieden voneinander abweichen, und unter den Kolibris unterscheiden sich bei manchen benachbart vorkommenden Arten, z. B. bei Schistes personatus J. Gd. und geoffroyi Bourc. Muls. oder bei Eustephanus galeritus Molina, fernandensis King und leyboldi J. Gd. fast nur die Männchen. Es läßt sich der Gedanke nicht von der Hand weisen, daß hier durch die Variabilität der Männchen das Entstehen neuer Arten begünstigt worden ist. So ist die Milbengattung Arrhenurus be-

sonders artenreich; mehr als $1/_5$ aller deutschen Wassermilben gehören ihr an und mit ihren 53 Arten übertrifft sie bei weitem die Artenzahl der übrigen Gattungen, die höchstens 20—21, meist aber nur 5—7 Arten enthalten. Auch die Fasanen und be-

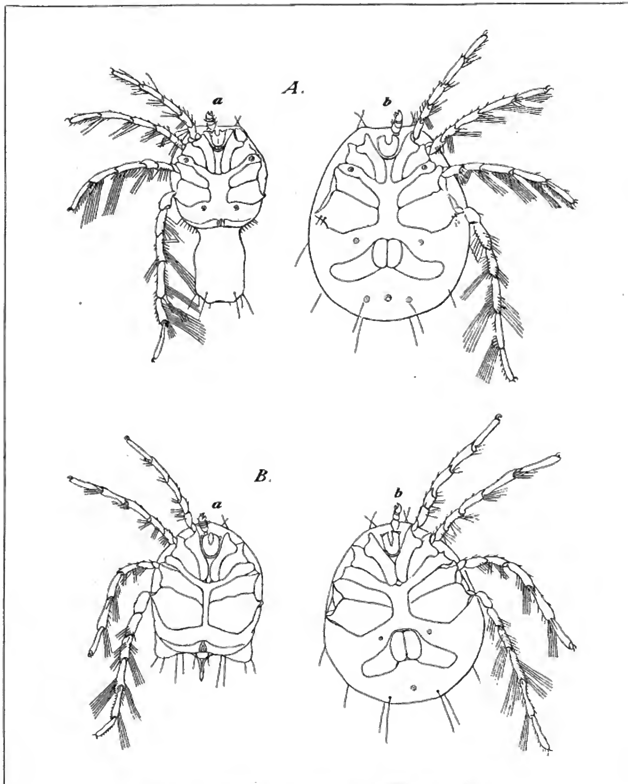


Abb. 316. a Männchen und b Weibchen der Wassermilben
A Arrhenurus globator Müll. und B Arrh. fimbriatus Koenike. Nach Piersig

sonders die Kolibris sind sehr artenreiche Gruppen. Wenn dann vollends ein Teil der männlichen Merkmale auf das andere Geschlecht übergeht und so auch die Weibchen verschiedener werden, ist von diesem Wege der Artbildung nichts mehr zu erkennen.

c) Zwittrigkeit.

Während meist die männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte in verschiedenen Individuen entstehen, gibt es doch auch zahlreiche Fälle, wo das gleiche Individuum beiderlei Zellen den Ursprung gibt; es ist ein Zwitter oder Hermaphrodit. Wir haben keinen Tierkreis, in dem nicht wenigstens einzelne zwittrige Arten vorkämen; ganze Kreise, Klassen oder Ordnungen, wie die Manteltiere, die Saugwürmer und Bandwürmer, die Lungenschnecken, die Egel, bestehen nur oder fast nur aus Zwittern, in anderen sind sie zahlreich. Doch gehört bei den Stachelhäutern, den Gliederfüßlern und den Wirbeltieren Zwittrigkeit zu den seltneren Erscheinungen. Anatomisch kann die Zwitterbildung verschiedene Modifikationen zeigen. Eier und Samenfäden entstehen meist in verschiedenen Gonaden und werden durch gesonderte Gänge nach außen befördert, die eine getrennte (z. B. Regenwurm) oder gemeinsame (z. B. Strudelwürmer) Ausmündung haben. Aber es kommt auch vor, daß in der gleichen Gonade sowohl Spermatozoën wie auch Eier entstehen, und zwar entweder zeitlich getrennt, so daß die Gonade anfangs Hode ist und später zum Eierstock wird, wie bei manchen Muscheln, oder umgekehrt, oder aber gleichzeitig nebeneinander, dann wird die Gonade als Zwitterdrüse bezeichnet; die aus der Zwitterdrüse ausführenden Gänge können für Spermatozoën und Eier gemeinsam sein (z. B. bei der Meeresnacktschnecke Gasteropteron), oder teilweise getrennt mit gemeinsamer Mündung (Helix) oder mit getrennter Mündung (Limnaea).

Zwittertum und Geschlechtertrennung stehen einander nicht unvermittelt gegenüber. Wir haben häufig den Fall, daß von Angehörigen der gleichen Gattung die einen zwittrig sind, die anderen getrennt geschlechtlich. So sind von den Austern Ostrea edulis L. und lurida Hermaphroditen, O. virginica und angulata dagegen getrennten Geschlechts; die meisten Arten der Kammuscheln sind Zwitter, aber bei Pecten inflexus Poli und varius L. sind die Geschlechter auf verschiedene Individuen verteilt. Ja, es gibt sogar Tierarten, die an einem Orte Zwitter sind, am anderen getrennt geschlechtlich: der marine Borstenwurm Nereïs dumerilii Aud. Edw. ist in der Regel getrennten Geschlechts, aber bei Banyuls am Golf von Lyon findet man auch zuweilen Zwitter; ein kleiner Seestern, Asterina gibbosa Forb. ist am Ärmelkanal hermaphroditisch, und zwar produziert er in der Jugend Spermatozoën, nach deren Entleerung aber bringt er für den Rest seines Lebens Eier, die in den gleichen Gonaden entstehen; in Banyuls sind die Individuen durch mehrere Jahre hindurch männlich und werden dann erst weiblich; in Neapel aber findet man rein männliche und rein weibliche Stücke und dazwischen Zwitter mit gleichzeitiger Produktion von Samen und Eiern.

Diese Übergänge machen es sicher, daß sich ein Zustand aus dem anderen entwickeln kann. Es ist aber kaum zu entscheiden, ob Geschlechtertrennung oder Zwittrigkeit der ursprünglichere Zustand sei; schon an der Schwelle der Metazoën, in der Gattung Volvox, kommen beide nebeneinander vor, und ebenso finden sich bei so einfach organisierten Tieren wie den Süßwasserpolypen (Hydra) sowohl getrennt geschlechtliche wie zwittrige Formen. Wohl aber kann man in einzelnen Abteilungen entscheiden, ob Geschlechtertrennung oder Hermaphroditismus das primäre sei. So kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, daß bei dem einzigen bekannten zwittrigen Insekt, dem Termitengast Termitomyia, einer Fliege, die Zwitterbildung einen sekundären Zustand darstellt, und ebenso daß bei den beiden einzigen Arten mit getrenntem Geschlecht in der großen Menge der sonst durchweg hermaphroditischen Saugwürmer, bei Schistosomum haematobium Bilh.

(Abb. 304) und Distomum filicolle Rud., die Geschlechtertrennung sich aus dem zwittrigen Zustand entwickelt hat. Auch die wenigen hermaphroditischen Knochenfische aus den Gattungen Serranus und Sargus (Abb. 317) zeigen sicher einen abgeleiteten Zustand.

Zwittrigkeit kommt vielfach bei hochspezialisierten Formen mit besonderer Lebensweise vor. Besonders häufig sind die zwittrigen Formen unter den festsitzenden und sehr seßhaften Tieren: die Schwämme sind zwittrig, und unter den festsitzenden Nesseltieren finden sich zahlreiche Zwitter, unter den freischwimmenden nur sehr wenige wie die Qualle Chrysaora; bei den Muscheln sind viele der festgewachsenen Ostrea- und Aspergillum-Arten zwittrig, unter den Ringelwürmern eine Anzahl Röhrenwürmer, unter den Krebsen die Rankenfüßer, und schließlich alle Ascidien. Auch Schmarotzer sind sehr häufig Zwitter:

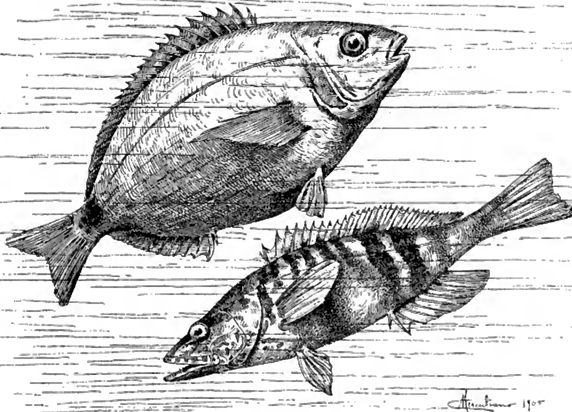


Abb. 317. Hermaphroditische Knochenfische.
Oben Geisbrassen (Sargus), unten Schriftbarsch (Serranus scriba C. V.), verkleinert.

während unter den Schnecken die Vorderkiemer getrennten Geschlechts sind, ist Entoconcha ein schmarotzender Vorderkiemer, zwittrig; die Saug- und Bandwürmer sind Zwitter; der Fadenwurm Rhabdonema nigrovenosum Rud. kommt abwechselnd in freilebenden und parasitischen Generationen vor: die freilebende ist getrenntgeschlechtlich, die in der Lunge der Frösche schmarotzende dagegen ist zwittrig. Unter den Krebsen ist bei den schmarotzenden Formen Hermaphroditismus häufig: so bei den Fischasseln (Cryptonisciden, Cymothoiden) und den sogenannten Wurzelkrebsen, den merkwürdig entstellten Schmarotzern der Krabben (Abb. 16 S. 44). Unter den Fischen sind die halbparasitischen Schleimfische (Myxinoiden) zwittrig. Doch gibt es anderseits auch hermaphroditische Tiere, bei denen man von besonderer Lebensweise, mit der die Zwittrigkeit etwa zusammenhängen könnte, nicht reden kann, ebenso wie es festsitzende und parasitische Tiere gibt, die nicht Zwitter sind.

Sehr lehrreich für die Art und Weise, wie sich der Übergang von der Geschlechtertrennung zur Zwittrigkeit vollziehen kann, sind die Geschlechtsverhältnisse bei zwei Tiergruppen, den Myzostomiden und den Rankenfüßern. Die Myzostomiden sind Borstenwürmer, die auf Haarsternen schmarotzen. Sie sind meist Zwitter, aber es kommen bei einigen Arten, z. B. Myzostoma glabrum F. S. Leuck., neben der Zwitterform noch kleine Männchen vor, die man auf den Weibchen sitzend findet; bei einer anderen Art, Myzostoma cysticolum Graff, sind die Geschlechter getrennt, aber die Männchen sind kleiner und bei den Weibchen finden sich Spuren von Zwittrigkeit, und schließlich ist bei ein paar Arten (M. inflator und murrayi) reine Geschlechtstrennung vorhanden, wobei wiederum die Männchen kleiner sind. — Dieselbe Stufenfolge zeigen uns die Rankenfüßer: meist sind sie Zwitter; bei Scalpellum vulgare Leach aber findet man neben dem Zwitter noch Männchen, die auf demselben leben, aber zwerghaft und ohne Magen, die daher keine Nahrung aufnehmen können und einen sehr degenerierten Eindruck machen; bei Scalpellum ornatum Gray sind die Geschlechter getrennt und die Männchen wieder klein und ohne Magen, auf dem Weibchen lebend; endlich sind die Männchen der getrenntgeschlechtlichen Ibla cummingii Darw. zwar auch klein, aber sie haben doch einen Magen und sind der Nahrungsaufnahme fähig. Die Zwerghaftigkeit der Männchen ist hier sicher ein Rückbildungszustand; die Getrenntgeschlechtlichkeit läßt sich hier nicht so ableiten, daß beide Geschlechter aus Zwittern hervorgingen, die Männchen durch Rückbildung der Eierstöcke, die Weibchen durch Schwinden der Hoden. Vielmehr ist hier sicher die Geschlechtstrennung das primäre, und indem die Weibchen zum Zwitterzustand übergingen, konnte die Zahl der Männchen abnehmen, diese selbst verkümmern und schließlich ganz schwinden. Gelegentliches Auftreten von Zwitterbildung, dessen Vorkommen ja die Bedingung für die allgemeine Verbreitung des Hermaphroditismus ist, treffen wir häufig. So kennt man einzelne Zwitter von unserer Teichmuschel Anodonta, von der Kugelschnecke Ampullaria, von der Languste (Palinurus), von einer Anzahl von Schmetterlingen und von manchen Knochenfischen (Dorsch, Hering, Barsch, Karpfen).

Welche besondere Bedeutung hat nun die Zwittrigkeit für die Tierarten, bei denen sie vorkommt? Welcher Art mögen die Vorteile und die Nachteile sein? Das sind Fragen, die sich nur annähernd beantworten lassen, und zwar im allgemeinen nur für die simultanen Zwitter, bei denen Eier und Sperma gleichzeitig gebildet werden. Zunächst ist es wichtig, daß hier die Zahl der Weibchen so groß ist wie die Zahl der Individuen überhaupt, daß also damit die Schnelligkeit der Vermehrung erhöht wird; dies wird selbst dann eintreten, wenn die Produktion von Eiern durch die gleichzeitige Hervorbringung von Sperma ein wenig beeinträchtigt werden sollte. Dabei kommt es aber trotzdem zu einer regelmäßigen Befruchtung der Eier, denn auch Männchen sind ja in gleicher Zahl vorhanden wie Individuen überhaupt.

Aber die Steigerung der Fruchtbarkeit der Art bildet nur eine Seite von der Bedeutung der Zwittrigkeit. Für Tiere, die sich langsam bewegen, festsitzen oder, wie die Binnenschmarotzer, oft isoliert vorkommen, ist die Befruchtung der Eier viel weniger sicher gestellt als für Freibewegliche. Sie können andere ihrer Art infolge ihrer Lebensweise nicht aufsuchen. Wenn nur zwei Individuen der Art beieinander sind, so können das bei getrenntgeschlechtlichen Tieren entweder zwei Männchen oder zwei Weibchen oder Mann und Weib sein; die Wahrscheinlichkeit, daß sie gleichen Geschlechts sind, ist ebenso groß wie die, daß es ein Pärchen ist — also nur in der Hälfte der Fälle, wo nur zwei Individuen der Art an einem Orte sind, kann eine Befruchtung der Eier stattfinden. Anders

wenn die Tiere Zwitter sind: dann ist stets eine Kreuzbefruchtung möglich, auch wenn sich nur zwei Individuen an einem Orte finden. Ja, wenn nur ein einziges Individuum da ist, so bleibt immer noch die Möglichkeit der Selbstbefruchtung.

Im allgemeinen findet auch bei Zwittern eine Wechselbefruchtung statt, und die Selbstbefruchtung ist in den allermeisten Fällen eine Ausnahme. Als regelmäßige Erscheinung von großer Häufigkeit ist sie bisher nur bei den rhabdocoelen Strudelwürmern durch Sekera nachgewiesen. Aber auch sonst ist sie in einzelnen Fällen festgestellt: bei einigen Saug- und Bandwürmern ist sie beobachtet; bei Rollegeln (Clepsine), die von ihrem Ausschlüpfern an isoliert gehalten wurden, ist normale Entwicklung der Eier beobachtet worden, was auf Parthenogenese oder wahrscheinlicher auf Selbstbefruchtung schließen läßt; auch eine Teichschnecke (Limnaea) ist gefunden, bei der das Begattungsglied in die eigene Scheide eingeführt war; daß Befruchtung der Eier mit dem Samen des gleichen Individuums zur Entwicklung führt, ist vielfach experimentell nachgewiesen. Aber es gibt zahlreiche Fälle, wo eine Selbstbefruchtung verhindert ist. Dies kann schon durch anatomische Verhältnisse bedingt sein: bei Tieren, wo die Befruchtung im mütterlichen Körper vor sich geht und der Same durch Begattung eingeführt werden muß, kann die Lage der Geschlechtsöffnungen derart getrennt sein, daß ein Überführen des Spermas in die weibliche Öffnung unmöglich ist, wie beim Regenwurm. Meist aber führt ein anderer Weg zum gleichen Ziel: die verschiedene Reifezeit der beiderlei Geschlechtsprodukte. Meist sind die Samenfäden früher reif, so bei den zwittrigen Schnurwürmern und Fadenwürmern, den Rundmäulern Myxine und Bdellostoma und den Knochenfischen Chrysophrys und Serranus. Ja, vielfach sind überhaupt auf einmal nur einerlei Geschlechtsprodukte vorhanden, die Zwittrigkeit ist eine sukzessive, und zwar spricht man von Proterandrie, wenn die Tiere zuerst männlich sind und später weiblich werden, wie die Auster oder die Ascidien und Salpen oder das Insekt Termitomyia. Protogynie, das Auftreten der Weiblichkeit vor der Männlichkeit, ist weit seltener; wir kennen sie z. B. von den Feuerwalzen (Pyrosoma) und den sozialen Ascidien.

Den Vorteilen der Zwittrigkeit, die wir oben dargestellt haben, steht ein gewichtiger Nachteil gegenüber: es fällt die Arbeitsteilung zwischen männlichen und weiblichen Individuen hinweg, die eine so wichtige Ergänzung zu der Arbeitsteilung zwischen Ei und Spermatozoon bildet, und damit fehlen die Vorteile, die aus dieser Arbeitsteilung sich für die Erhaltung und Weiterbildung der Art ergeben.

f) Parthenogenese.

Bei den Protozoën können sich überall die einzelnen Individuen auch agametisch fortpflanzen, ohne vorhergegangene Kopulation. Bei den vielzelligen Tieren dagegen ist eine solche primäre Agamogonie nicht vorhanden. Allerdings können sich in einzelnen Fällen die Eier auch ohne Befruchtung entwickeln, parthenogenetisch, wie man das nennt. Aber diese Erscheinung läßt sich mit der agametischen Vermehrung der Protozoën nicht in unmittelbaren Zusammenhang bringen; sie erklärt sich durch nachträgliche Rückbildung der Befruchtungsbedürftigkeit. Die parthenogenetisch sich entwickelnden Eier bieten nämlich noch ein deutliches Kennzeichen ihrer früheren Befruchtungsbedürftigkeit: sie stoßen nämlich am Schluß ihrer Ausbildung Polkörperchen ab, wie wir das schon bei den kopulierenden Actinophrys und bei den Makrogameten von Volvox kennen lernten. Wir werden später sehen, daß die Bildung von Polkörperchen in engster Beziehung zur Befruchtung steht. So kommt auch eine Polkörperbildung bei den Parthenogonidien von Volvox,

die sich stets agametisch entwickeln, nie vor, wohl aber bei den Makrogameten, und bei den Eiern der Metazoën finden wir sie überall.

Auch die außerordentliche Beschränkung im Vorkommen der Parthenogenese spricht dagegen, daß wir es darin mit einer ursprünglichen Erscheinung zu tun haben; man kennt sie ganz vereinzelt von Borstenwürmern (Dodecaceria concharum Oerst.), verbreitet in der Klasse der Rädertiere und vielfach in dem Tierkreis der Gliederfüßler. In manchen Fällen kommt sie bei den Gliederfüßlern nur gelegentlich, als Ausnahme, vor; bei einer ganzen Anzahl von Schmetterlingen, nämlich bei Spinnern und Schwärmern, deren in der Gefangenschaft ausgeschlüpfte Weibchen auch ohne vorhergegangene Begattung Eier ablegen, hat man zuweilen beobachtet, daß sich aus diesen sicher unbefruchteten Eiern Raupen entwickeln. Aber das ist sicherlich nicht die gewöhnliche Entwicklungsweise. Bei anderen Insekten dagegen sind die Männchen gänzlich unbekannt oder doch so selten, daß die Fortpflanzung fast regelmäßig durch unbefruchtete Eier geschieht; dahin gehören die Stabheuschrecke Bacillus rossii Fab., die sogenannten Sackträger unter den Schmetterlingen (Psyche, Solenobia) und eine Anzahl kleiner Hymenopterenformen, wie manche Blattwespen (z. B. Nematus gallicola), Gallwespen (Gattung Aphilothrix) und wenige Schlupfwespen. Bei anderen Insekten wechselt eine Generation, die aus Männchen und Weibchen besteht, mit einer rein weiblichen ab, die sich also parthenogenetisch fortpflanzt, wie bei sehr vielen Gallwespen; oder es folgen sich zahlreiche parthenogenetische Generationen, bis nach einiger Zeit wieder Männchen in einer Generation auftreten, wie bei den Blattläusen. — Unter den Krebsen ist bei den Branchiopoden die parthenogenetische Fortpflanzung sehr verbreitet, und bei manchen Formen derselben wie Apus und Artemia salina Leach hat man lange vergeblich nach Männchen gesucht. Bei anderen bleiben die Männchen, wie bei den Blattläusen, Generationen hindurch aus und treten dann in einer Generation auf, um wiederum längere Zeit zu fehlen: so bei den Wasserflöhen (Cladoceren) und Muschelkrebsen. Ähnlich verhalten sich die Rädertierchen. Das Auftreten der Männchen wird hier durch gewisse äußere Einflüsse, wie Nahrungsmangel oder niedere Temperatur veranlaßt; davon im 2. Bande.

Bei diesen Formen war die Fortpflanzung durch unbefruchtete Eier leicht zu erweisen: die Männchen fehlten, und der Einwand, es seien die angeblichen Weibchen zwitterig und produzierten außer den Eiern noch Spermatozoën, ließ sich durch anatomische Untersuchung mit Sicherheit widerlegen. Schwieriger dagegen ist die Art der Parthenogenese zu begründen, wo die gleichen Weibchen sowohl befruchtete wie unbefruchtete Eier legen, ein Vorgang, der von der Honigbiene und ihren Verwandten, den Wespen, Hummeln und Ameisen, bekannt ist. Bei allen diesen entstehen die Weibchen aus befruchteten, die Männchen aus unbefruchteten Eiern; die sogenannten Arbeiter, die nichts anderes als Weibchen mit rudimentären Geschlechtsorganen sind, entstehen wie die Weibchen und bleiben nur steril, weil sie als Larven weniger gut ernährt werden. Man bezeichnet diese Art der Parthenogenese, wo das eierlegende Weibchen einem Teil der Eier Spermatozoën beigibt, einem anderen Teile nicht, als fakultative Parthenogenese.

Der Nachweis dieser Tatsachen wurde besonders an der Honigbiene und an der Papierwespe (Polistes) erbracht. Die Weibchen dieser Hymenopteren, die sogenannten Königinnen, werden nur einmal in ihrem Leben begattet, und zwar im Flug, also bei den Bienen außerhalb des Stockes. Der Vorrat von Spermatozoën, den sie vom Hochzeitsflug heimbringen, bleibt in ihren Samentaschen lebendig und reicht zur Befruchtung ihrer Eier, bei der Bienenkönigin jahrelang, aus. Ist eine Bienenkönigin verhindert, den

Hochzeitsflug zu unternehmen, etwa durch Fehler an ihren Flügeln, so bleibt sie unbegattet, sie kann ihre Eier nicht befruchten und ihre Nachkommen werden lauter Männchen oder, wie der Imker sagt, Drohnen, der Stock wird drohnenbrütig. Drohnenbrütigkeit kann auch eintreten, wenn bei einer Königin durch Quetschung des Hinterleibs die Samentasche beschädigt ist; das gleiche hat man erreicht, indem man eine Königin für 36 Stunden in einen Eiskeller sperrte, wobei offenbar die Samenfäden in der Samentasche zugrunde gehen. Bei der Einführung italienischer Weibchen, die von Männchen der deutschen Bienenrasse begattet wurden, zeigte es sich, daß die Drohnen ganz nach der Mutter schlugen, die Weibchen und Arbeiter aber nach beiden Eltern; bei jenen fehlte eben das von väterlicher Seite stammende Spermatozoon im Ei. Wenn nach dem Wegfangen der Weibchen bei den Papierwespen die unbegatteten Arbeiter Eier ablegen, so schlüpfen aus diesen ausschließlich Drohnen. Zu diesen biologischen Beweisen kommt noch der mikroskopische Nachweis eines Spermatozoons in den Eiern, die aus den deutlich kenntlichen Arbeiterzellen der Bienenwaben entnommen werden, während in den Eiern aus den Drohnenzellen nie ein solches gefunden wird; die moderne mikroskopische Technik macht es möglich, diesen Nachweis mit aller Sicherheit zu führen. — Der Widerstand, der sich zuerst gegen die Möglichkeit parthenogenetischer Entwicklung geltend machte, ist durch alle diese Tatsachen überwunden worden.

Wo die Parthenogenese durch alle oder durch eine Reihe von Generationen einer Tierart ständig hindurchgeht, ist ihre Wirkung auf die Lebhaftigkeit der Fortpflanzung ohne weiteres ersichtlich. Die Nachkommen einer Blattlaus, die 20 Junge zur Welt bringt, würden sich nach 5 Generationen, falls alle Jungen zur Fortpflanzung kommen, auf 200000 belaufen, wenn jedesmal die Hälfte der Jungen Männchen, die Hälfte Weibchen wäre; bei parthenogenetischer Fortpflanzung, wo dann alle Jungen Weibchen sind, beträgt sie unter sonst gleichen Voraussetzungen drei Millionen mehr. Wir sehen nun, daß die Parthenogenese in dieser Art vielfach bei kleinen Süßwasser- und Landbewohnern vorkommt, deren Bestand von den klimatischen Bedingungen sehr abhängig ist, wie bei Wasserflöhen, Muschelkrebsen und Rädertieren, die durch Austrocknen der Tümpel gefährdet sind, oder bei den Blattläusen, denen der Winter verderblich wird. Für diese Tiere dürfte es einen sehr großen Vorteil bieten, wenn sie sich, solange die Verhältnisse günstig sind, sehr reichlich vermehren. Über die Entstehung der Parthenogenese ist damit freilich nichts gesagt. Daß sie aber fast ganz auf Gliederfüßler beschränkt ist, läßt wohl vermuten, daß in anderen Tierkreisen die Bedingungen für eine Entwicklung der Eier ohne Befruchtung viel weniger günstig liegen; hier aber sind, wahrscheinlich bei den verschiedenen Formen selbständig, diese günstigen Verhältnisse der Organisation ausgenützt, und gelegentliche Parthenogenese hat sich zu ständiger ausbilden und über die Art verbreiten können infolge des Vorsprunges, den sie der reichlicheren parthenogenetischen Nachkommenschaft vor den Artgenossen gab.

Anders ist die fakultative Parthenogenese bei den staatenbildenden Hymenopteren zu beurteilen, die zur Erzeugung von Männchen führt. Gelegentlich kommen aus den Eiern bei den einzellebenden Blattwespen, z. B. der Stachelbeerblattwespe (Nematus ventricosus Kl.), wenn sie infolge ausgebliebener Begattung unbefruchtet abgelegt wurden, nicht Weibchen, wie bei den bisher besprochenen Fällen von Parthenogenese, sondern Männchen. So ist es auch bei den geselligen Hymenopteren; aber die Ablage einer Anzahl der Eier ohne Befruchtung ist hier zur Regel geworden. Dieser Zustand kann unmöglich zu ständig parthenogenetischer Fortpflanzung führen; aber er findet hier Ver-

wendung für die Regelung des Zahlenverhältnisses von Männchen und Weibchen in den Hymenopterenstaaten, insonderheit zur Regelung des zeitlich beschränkten Auftretens der Männchen. Eine unmittelbare Vermehrung der Nachkommenschaft wird freilich damit nicht erreicht.

Auch bei den Protozoën kann man in einzelnen Fällen von Parthenogenese sprechen. Es können nämlich Gameten, die von den gewöhnlichen, sich agamisch fortpflanzenden Individuen verschieden sind und für gewöhnlich mit einem anderen Gameten kopulieren würden, zu selbständiger Entwicklung gelangen ohne vorausgehende Kopulation. Bei Protozoën hat man solche Entwicklung nur von Makrogameten beobachtet: so werden z. B. die Malariarückfälle wahrscheinlich bewirkt durch Makrogameten des die Krankheit erzeugenden Blutparasiten (Plasmodium malariae Lav.), die sich parthenogenetisch entwickeln. Bei einigen Algen hat man sogar Parthenogenese von Mikrogameten beobachtet; doch geben sie nur kümmerliche Pflänzchen.

2. Die vegetative Fortpflanzung.

Die vegetative Fortpflanzung ist von Leuckart mit gutem Recht als Fortpflanzung durch Wachstumsprodukte bezeichnet; sie ist ein Wachstum über das individuelle Maß hinaus. Das junge Tier steht mit dem alten längere Zeit in ununterbrochener Verbindung. Diese Verbindung kann überhaupt dauernd bestehen bleiben; wenn sie gelöst wird, so geschieht es meist erst dann, wenn das neue Tier vollständig die Gestalt des alten erlangt hat und sich selbständig ernähren kann.

Die vegetative Fortpflanzung ist in ihrem Vorkommen auf niedriger organisierte Tiere beschränkt. Bei Tierformen mit höherer Differenzierung, bei den Weichtieren, Gliederfüßlern und Wirbeltieren, begegnen wir ihr nirgends, sehr selten bei den Stachelhäutern. Dagegen ist sie bei Coelenteraten und Schwämmen, bei Plattwürmern, Würmern und Manteltieren weit verbreitet und kommt in den mannigfachsten Abänderungen vor. Die gewöhnliche Zweiteilung der Protozoën wurde früher auch hierher gerechnet. Sie hat aber so viele Berührungspunkte mit der Fortpflanzung durch Einzelzellen bei den vielzelligen Tieren, daß wir sie mit dieser als cytogene Fortpflanzung zusammengefaßt haben. Im allgemeinen können wir daher vegetative Fortpflanzung nur bei Metazoën erwarten. Doch kommen vereinzelte Fälle vor, wo Protozoën, die zahlreiche Kerne enthalten, sich in mehrere Teilstücke zerschnüren, deren jedes wieder eine Anzahl Kerne besitzt (vgl. Abb. 330, I A und B und VI A und B); dies könnte man mit Fug als vegetative Fortpflanzung betrachten. Das gleiche gilt für die Zerschnürung einer Protozoënkolonie in mehrere, was z. B. bei den koloniebildenden Radiolarien vorkommt.

a) Allgemeines über Teilung und Knospung.

Die verschiedenen Abänderungen der vegetativen Fortpflanzung lassen sich auf zwei Grundformen zurückführen, die als Teilung und Knospung unterschieden werden. Ein völlig äußerlicher Unterschied ist es, daß bei der Teilung die beiden entstehenden Individuen meist gleiche Größe haben, bei der Knospung dagegen das junge Individuum kleiner ist als das alte. Das Wesentliche an der Teilung ist, daß dabei funktionierende Körperabschnitte des alten Tieres in die Teilstücke eingehen und meist die Hauptmasse derselben bilden; dazu kommen allerdings noch Neubildungen, wodurch die Teile zur völligen Ausbildung der Elternform ergänzt werden. Die oben kurz geschilderte vege-

tative Fortpflanzung von Stylaria ist eine Teilung; es muß an dem vorderen Teilstück ein neuer After, an dem hinteren ein neues Vorderende mit Mund, Hirn, Augen und Taster gebildet werden. Die Knospung dagegen wird dadurch charakterisiert, daß das neue Individuum durch besondere Wachstumsprozesse, die von den gewöhnlichen, für die betreffende Art normalen abweichen, entsteht und einen Auswuchs am Körper des knospenden Tieres bildet, der mit dessen Existenz als solchen nichts zu tun hat; das knospende Individuum bleibt im übrigen meist unverändert. Das typische Bild einer Knospung bietet unser Süßwasserpolyp Hydra (Abb. 318 und Tafel 11). Hier wölbt sich die Wand des sackförmigen Körpers etwas empor; es bildet sich ein hohler Anhang (7), dessen Wände wie die Körperwände der Hydra aus zwei Zellschichten, dem Ekto- und Entoderm, bestehen und dessen Hohlraum mit dem Darmraum des Tieres verbunden ist. Dieser Anhang wächst, treibt am freien Ende eine Anzahl Tentakeln als Ausstülpungen seiner Wand; zwischen diesen entsteht eine Öffnung, durch die der Innenraum nach außen mündet: es ist der Mund des jungen Tieres. So ist der Bau der Knospe (8) dem des alten Tieres ziemlich ähnlich; er wird es ganz, indem die Knospe sich vom Muttertier abschnürt und selbständig weiterlebt. Solcher Knospen können gleichzeitig mehrere an einem Tier entstehen.

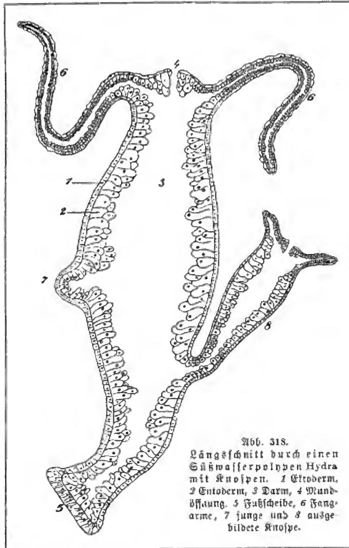


Abb. 318. Längsschnitt durch einen Süßwasserpolypen Hydra mit Knospen. 1 Ektoderm, 2 Entoderm, 3 Darm, 4 Mundöffnung, 5 Fußscheibe, 6 Fangarme, 7 junge und 8 ausgebildete Knospe.

Bei der Teilung ist die Hauptmasse des neu entstehenden Tieres schon als funktionierender Abschnitt des alten vorhanden, oder sie wächst erst aus diesem hervor, aber durch einen Vorgang, der völlig der normalen Wachstumsform der betreffenden Art entspricht. Wenn ein neuer Sproß, wie wir es nennen wollen, auf die letztere Weise entsteht, so hat man wohl mißbräuchlich den Namen Knospe dafür angewendet und dies Wachstum als Knospung bezeichnet. Nach unserer Begrenzung von Knospung auf Vorgänge mit differentiellem Wachstum ist das jedoch nicht angängig. Allerdings spielt in jede Umbildung eines Teilstückes zu einem selbständigen Tier ein Prozeß herein, der mit der Knospung eine gewisse Ähnlichkeit hat: nämlich die Ergänzung der dem Stücke fehlenden Teile durch Neubildungen.

Solche Ergänzungs- oder Regenerationserscheinungen finden sich im Tierreich sehr weit verbreitet, auch vollständig unabhängig von der Fortpflanzung der Tiere, als Mittel, Wunden zu vernarben und verlorene Teile wieder zu ersetzen. Es kommt zwar nirgends vegetative Fortpflanzung vor bei einer Abteilung, der das Regenerationsvermögen abgeht. Aber umgekehrt gibt es gar manche Tiergruppe, wo dieses vorhanden ist, aber

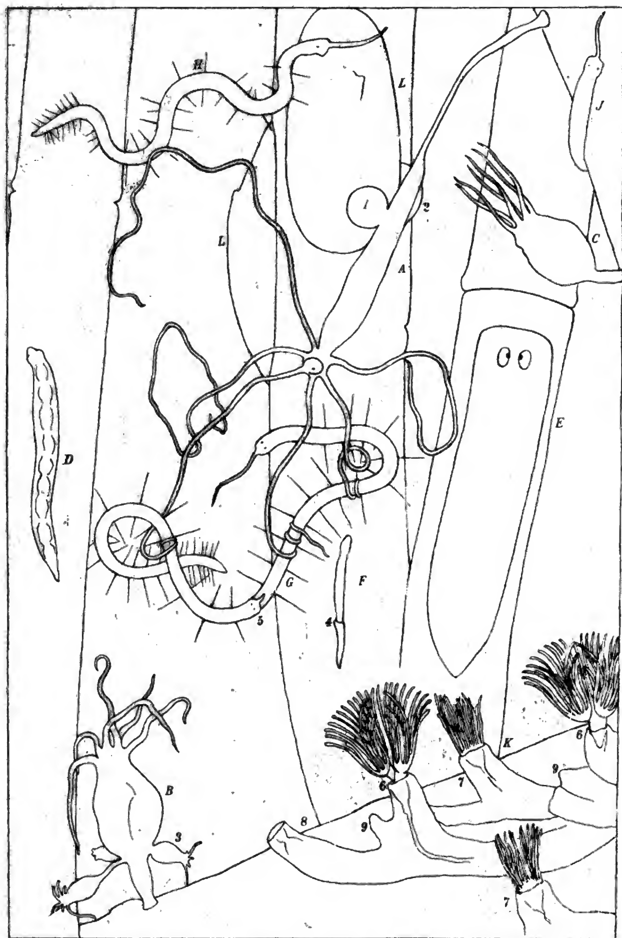
keine Fortpflanzung durch Teilung oder Knospung gefunden wird. Unter den Stachelhäutern zeigen die Holothurien und Seesterne eine große Regenerationsfähigkeit. Abgebrochene Seesternarme wachsen wieder zu einem vollständigen Individuum aus, indem sie die Mundscheibe und die vier übrigen Arme ergänzen; diese Regenerationszustände sind als Kometenform der Seesterne bekannt. Die Holothurien stoßen bei unsanfter Behandlung große Teile ihrer inneren Organe aus und vermögen sie neu zu bilden. Aber trotzdem ist die vegetative Fortpflanzung bei den Stachelhäutern nur in sehr beschränktem Umfange bekannt. — Die Krebse ergänzen verlorene Beine und Fühler, die Insekten wenigstens Fußglieder und nach neueren Untersuchungen auch Flügel, wenn sie im Puppenstadium abgeschnitten werden. Unsere Schnecken können abgeschnittene Fühler, ja sogar größere Teile des Kopfes neu bilden. In geringer Ausdehnung beobachtet man bei den kaltblütigen Wirbeltieren Regenerationserscheinungen; am besten sind sie bei den Amphibien entwickelt; bei denen ganze verlorene Gliedmaßen neu entstehen können; bei Fischen und Reptilien sind sie gering. Aber in keinem dieser drei Tierkreise kommt ein Fall von Teilung vor. Nur verhältnismäßig wenige Tierformen kennen wir, bei denen überhaupt keine Regeneration beobachtet ist, so die Rippenquallen und die Egel, und wie zu erwarten, sind dort auch weder Teilungs- noch Knospungsvorgänge bekannt, obgleich sie bei den nächsten Verwandten reichlich vorkommen. Wenn also das Regenerationsvermögen ein fast allgemeiner Besitz der Tiere ist, so kann man nicht sagen, daß die Teilung deshalb von der Knospung nicht verschieden sei, weil bei ihr ebenso wie dort ein differentielles Wachstum in Gestalt von Regenerationsvorgängen stattfinde.



Abb. 319. Ein Süßwasserstrudelwurm, Planaria alpina Dana, mit regenerierten Kopf- und Schwanzenden an Einschnittstellen. Nach W. Voigt.

Am auffälligsten sind die Regenerationserscheinungen bei den Coelenteraten, Platt- und Ringelwürmern. Unser Süßwasserpolyp Hydra ist das klassische Objekt für das Studium der Regeneration; ihre große Regenerationsfähigkeit führte zu dem Vergleich mit der Lernäischen Hydra, der an Stelle eines abgeschlagenen Kopfes zwei neue entstanden. Man kann sie in kleine Stücke zerschneiden, und jedes ergänzt sich zu einem neuen Polypen, selbst Kugeln von $^1/_6$ mm Durchmesser. Aus abgeschnittenen Stückchen von Schwämmen entwickeln sich wieder ganze Schwammstöcke, eine Erscheinung, die für die künstliche Vermehrung des Badeschwamms ausgenutzt wird. Die Strudelwürmer unserer Bäche und Weiher von der Gattung Planaria stehen der Hydra kaum nach; Stücke von mehr als $^1/_{279}$ des Gesamtvolumens vermögen wieder einen ganzen Wurm zu bilden; Wunden, die bei ihrem weichen Leibe häufig vorkommen, heilen binnen kürzester Zeit aus. Ja, man kann bei ihnen durch bestimmt angebrachte Einschnitte Würmer erzeugen, die mehrere Kopf- und Schwanzenden haben, wie die beistehende Abbildung 319 zeigt: eine nach vorn schauende Rißstelle läßt bei Anwendung bestimmter Vorsichtsmaßregeln einen Kopf entstehen, eine nach hinten schauende einen Schwanz. Regenwürmer kann man in zwei Teile schneiden, ohne daß sie zugrunde gehen; das vordere Stück bildet einen neuen Schwanz, das hintere einen neuen Kopf, und so sind durch die Operation zwei Würmer entstanden. Ja, bei manchen Verwandten des Regenwurms geht diese Fähigkeit noch weiter: Lumbriculus variegatus Gr. kann in 14 Stücke zerschnitten werden und alle regenerieren Kopf und Schwanz.

An solchen Objekten wie den genannten, die dem Experiment leicht zugänglich sind, hat man die Vorgänge bei der Regeneration genau studiert und gefunden, daß gewöhnlich



Zu Tafel XI: Süßwasserkleinleben. *A—C* Süßwasserpolyp (Hydra polypus L.). *A* in ausgestrecktem Zustande mit Ei *1* und Hoden *2*. *B* mit Knospen *3*. *B* und *C* zusammengezogen, mit reichlicher Nahrung im Darm. *D* Strudelwurm (Microstoma lineare O. F. Müll.), durch Teilung entstandene Individuenkette. *E* Planaria torva M. Schultze. *F* Aeolosoma tenebrarum Vejd., ein kleiner Ringelwurm; bei *4* vorgebildete Teilungsstelle. *G—I* Stylaria lacustris L. *G* mit vorgebildeter Teilungsstelle (Kopf des Tochterindividuums) bei *5*. *K* Kolonie von Moostierchen (Plumatella repens L.), *6* mit ganz ausgestreckter Tentakelkrone, *7* halb eingezogen, *8* ganz eingezogen, *9* weiterwachsende Knospen. *L* Schildschnecke (Acroloxus lacustris L.). — Vergrößerung 7 fach.



Süßwasserkleinleben.

die Gewebe der ergänzten Teile von den gleichen Geweben des alten Stückes abstammen, die Epidermis von der Epidermis, der Darm vom Darm; oder sie entwickeln sich aus dem gleichen Mutterboden wie bei der Embryonalentwicklung: es entsteht das zentrale Nervensystem auch bei der Regeneration von der Epidermis aus. Teilstücke von Hydra können nur dann ein vollständiges Tier regenerieren, wenn beide Keimblätter, das äußere wie das innere, in ihnen enthalten sind. Aber dies ist keineswegs ausnahmslose Regel: es können Gewebe vertretend für einander eintreten, die Muskeln z. B. sich aus epidermalen Zellen bilden oder die Mundhöhle der Ringelwürmer vom Darmepithel aus, während sie bei der Embryonalentwicklung ektodermal ist. Die Natur läßt sich nicht in das Schema der Keimblätter pressen; Teile des einen Keimblattes haben unter Umständen die Fähigkeit, Gewebe zu erzeugen, die gewöhnlich von einem anderen Keimblatt ihren Ursprung nehmen.

b) Fortpflanzung durch Teilung.

Gerade in jenen drei Tierkreisen, wo die Regenerationsfähigkeit am höchsten entwickelt ist, bei den Coelenteraten, Plattwürmern und Würmern, kommt auch die Fortpflanzung durch Teilung am häufigsten vor, und zwar sind es unter den Coelenteraten die Nesseltiere, unter den Plattwürmern die Strudel- und Bandwürmer und unter den Würmern die Borstenwürmer. Die letzteren seien zuerst besprochen, weil sie uns eine große Mannigfaltigkeit der Teilungsvorgänge in überraschendem engen Zusammenhange zeigen und so für das Verständnis am zugänglichsten sind.

Gehen wir aus von Lumbriculus, einem Borstenwurm unserer stehenden Gewässer, dessen große Regenerationsfähigkeit wir oben schon erwähnt haben. In der freien Natur trifft man zu gewissen Zeiten fast nur Exemplare dieses Wurmes, die regenerierte Teile zeigen; entweder ist nur das Vorderende oder nur das Hinterende, oder es sind beide ergänzt, wie man an der helleren Färbung leicht erkennt. Beobachtungen im Aquarium haben gelehrt, daß der Wurm die Fähigkeit besitzt, von selbst seinen Körper plötzlich, ohne Vorbereitungen in Teile zu zerbrechen, offenbar durch bestimmte Muskelkontraktionen; indem diese Teile sich zu ganzen Tieren regenerieren, wird diese Selbstzerstückelung oder Autotomie zur Fortpflanzung. — Bei anderen Borstenwürmern geht der Teilung in einzelne Stücke eine Einschnürung zwischen zwei Segmenten voraus, so daß es nicht gerade zur Bildung großer Wundflächen kommt. So geschieht es bei einem kleinen Borstenwurm des Meeres, Ctenodrilus monostylos Zepp.; die von einander getrennten Teile ergänzen sich erst nach der Trennung zum fertigen Wurm, durch Regeneration der fehlenden Stücke. Es können sich sogar Stückchen von 1—3 Körpersegmenten abschnüren und zu ganzen Würmern auswachsen. In anderen Fällen aber bereitet sich die Teilung länger vor: es entstehen die Ergänzungen durch Gewebswucherung, noch bevor die Teilstücke getrennt sind. Einen solchen Fall lernten wir oben schon für Stylaria kennen. Daß es aber keinen grundsätzlichen Unterschied macht, ob die Trennung der Regeneration vorausgeht oder folgt, läßt sich schon daraus ersehen, daß bei einem Gattungsgenossen des Ctenodrilus monostylos Zepp., bei Ct. pardalis Clap. die Reihenfolge der Vorgänge umgekehrt ist als dort, daß also zuerst die Regeneration, dann die Trennung eintritt. So geschieht es auch bei den meisten unserer kleinen Ringelwürmer des Süßwassers, bei den Naideen, Chaetogaster und Aeolosoma (Taf. 11). Hier kann sogar die Trennung so lange verziehen, daß an dem vorderen oder selbst an beiden Teilstücken schon neue Wucherungszonen auftreten und einen neuen Zerfall vorbereiten, so daß sich zeitweilig kleine Ketten von Sprossen bilden, die später zerfallen.

Besonders interessante Erscheinungen bieten bei manchen Meeresborstenwürmern die Teilungsvorgänge dadurch, daß sie zu der geschlechtlichen Fortpflanzung in Beziehung treten (Abb. 320). Es sei vorausgeschickt, daß viele Arten der sehr verbreiteten Gattungen Nereis und Syllis zur Zeit ihrer Geschlechtsreife in beiden Geschlechtern eine merkwürdige Metamorphose erleiden: im hintern Körperabschnitt, und zwar in den Segmenten, wo sich die Geschlechtsprodukte entwickeln, bilden sich die Parapodien und ihre Borsten um und nehmen ein merklich anderes Aussehen an als an den vorderen Segmenten (Abb. 320 I); die Parapodien werden länger und bekommen blattartig flache Anhänge: die Borsten sind ebenfalls verlängert und häufig am Endteile etwas abgeflacht (Abb. 321). Kurz, es entstehen jetzt aus den bisher zum Kriechen am Boden geeigneten Gliedmaßen Ruder, die dem Tiere ein freies Schwimmen erlauben. Hand in Hand damit treten Veränderungen am Kopf, besonders an den Sinnesorganen ein. Man hat die so verwandelten Individuen früher für eine besondere Wurmart, Heteronereis bzw. Heterosyllis gehalten, bis man den Zusammenhang erkannte: man bezeichnet sie jetzt als epitoke Form und den vorderen ungeschlechtlichen Abschnitt des Wurmes als atoken, den hinteren, der die Geschlechtsprodukte zur Reife bringt, als epitoken Teil. Der Erfolg dieser Umbildung ist der, daß durch erhöhte Bewegungsfähigkeit der vorher kriechenden Würmer das Zusammenkommen von Männchen und Weibchen erleichtert und die Verbreitung der Art auf neue Gebiete begünstigt wird.

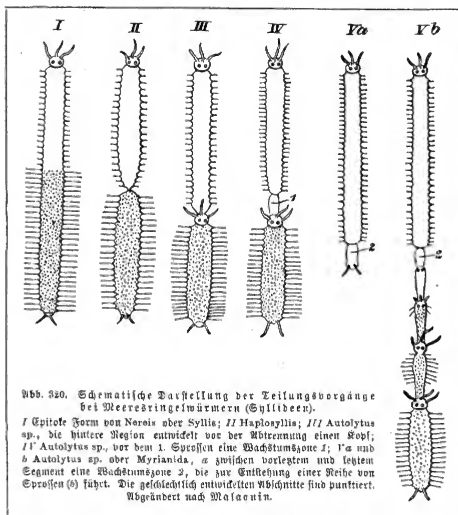


Abb. 320. Schematische Darstellung der Teilungsvorgänge bei Meeresringelwürmern (Syllideen).
I Epitoke Form von Nereis oder Syllis; *II* Haplosyllis; *III* Autolytus sp., die hintere Region entwickelt vor der Abtrennung einen Kopf; *IV* Autolytus sp., vor dem 1. Sprossen eine Wachstumszone *1*; *Va* und *b* Autolytus sp. oder Myrianida, *a* zwischen vorletztem und letztem Segment eine Wachstumszone *2*, die zur Entstehung einer Reihe von Sprossen (*b*) führt. Die geschlechtlich entwickelten Abschnitte sind punktiert. Abgeändert nach Malaquin.

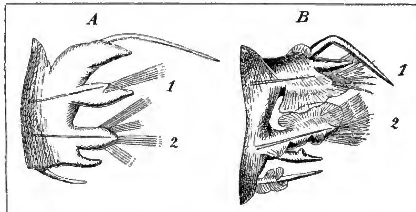


Abb. 321. Ruder des atoken (*A*) und epitoken (*B*) Abschnittes von Nereis dumerilii And. Edw. von vorn. *1* dorsales, *2* ventrales Borstenbündel. Nach Ehlers.

Durch ganz ähnliche Umbildung verwandelt sich der kleine Ringelwurm Dodecaceria concharum Oerst.) zur Zeit der Geschlechtsreife in eine epitoke Form (Abb. 322).

Bei einer Syllidee, Haplosyllis, hat man nun beobachtet, daß sich der epitoke Abschnitt, wenn die Geschlechtsprodukte reif sind, von dem atoken trennt (Abb. 320 II), eine Zeitlang frei umherschwimmt, die Eier bzw. Spermatozoën nach außen entleert und dann zu Boden sinkt: er hat seine Rolle ausgespielt und stirbt; der atoke Abschnitt aber wächst wieder und ergänzt die abgeschnürten Segmente, um sich nach einer gewissen Zeit mit der Geschlechtsreife wiederum in die epitoke Form zu verwandeln und die geschilderten Schicksale zu erleiden. Eine Abschnürung des hinteren, die Geschlechtsprodukte enthaltenden Körperabschnittes ist auch sonst bei Borstenwürmern beobachtet worden, ohne daß vorher eine Umwandlung der betreffenden Körpersegmente eintrat. Clistomastus, ein im Mittelmeer vorkommender Wurm, entledigt sich seiner Geschlechtsprodukte durch sukzessive Abschnürung verschieden langer Körperabschnitte ins Wasser. Besonders auffällig wird bei dem sogenannten Palolowurm (Eunice viridis Gr.) der Samoainseln die Abschnürung des geschlechtsreifen Hinterendes dadurch, daß bei den ungeheuer zahlreichen, die Spalten der Korallenriffe bewohnenden Würmern dieser Vorgang fast auf den Tag gleichzeitig geschieht, und zwar an Tagen, die in deutlichem und genau berechenbarem Zusammenhang mit den Fluterscheinungen und somit den Mondphasen stehen (vgl. 2. Band); an einem solchen Palolotag wimmelt dann beim Eintritt der Dunkelheit das Wasser des Riffs von Würmern oder vielmehr von Wurmstücken, aber unter den Millionen findet sich kein Kopfende: es sind nur die abgeschnürten, mit Eiern bzw. Samenfäden dicht erfüllten hinteren Körpersegmente; die Kopfenden bleiben an ihren Wohnstätten, um aufs neue zu wachsen und noch zu wiederholten Malen Palolo zu liefern.

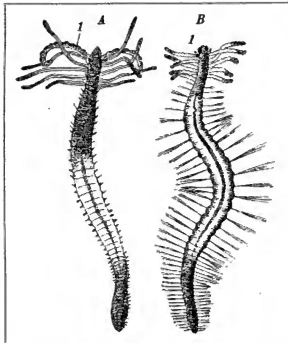


Abb. 322. Atoker (*A*) und epitoker (*B*) Zustand von Dodecaceria concharum Oerst. Etwa 3fach vergrößert. *1* Fühler (in *B* stark zurückgebildet); *B* mit Augen am Kopf. Nach Caullery und Mesnil.

In diesen Fällen werden also die Teilstücke für ihre schnell vorübergehende Selbständigkeit nicht zu vollkommenen Individuen ergänzt. Eine solche Ergänzung des schon abgetrennten Stückes tritt aber bei einer anderen Form ein, bei Syllis hyalina Gr.; hier wird das Teilstück zu einem vollkommenen Wurm, der aber auch nach der Entleerung der Geschlechtsprodukte zugrunde geht, während der vordere Teil weiter lebt, wächst und sich wieder teilt. Die Ergänzung vor der Lostrennung tritt bei anderen Syllideen ein, so bei Autolytus pictus Ehl. und cornutus Ag. (Abb. 320 III).

Der Wachstumsvorgang, der hier zur Ergänzung des Kopfes für das hintere Teilstück führt, kann aber gleich weiter gehen derart, daß das vordere Individuum sich schon für eine neue Teilung auswächst, ehe das hintere Teilstück losgelöst ist (Abb. 320 *IV*); in dieser Wachstumszone entsteht nach einiger Zeit des Wachstums ein neuer Kopf, eine Strecke weit vor dem zuerst ergänzten, und wieder nach einiger Zeit noch einer; kurz, die Trennung der Teilindividuen verzögert sich, die in den bisher betrachteten Fällen nach und nach

eintretende Loslösung einzelner Individuen wird gleichsam zusammengeschoben. Es entsteht von der Wachstumszone aus eine ganze Kette junger Sprossen, die bis 15 und mehr zählen kann (Abb 323); der hinterste davon ist der älteste, nach vorn werden sie zunehmend jünger. Sie sind entweder lauter Männchen oder lauter Weibchen. Daß dies nur eine leichte Umwandlung der bisher geschilderten Teilungsarten bedeutet, ergibt sich daraus, daß bei manchen Autolytus-Arten zuweilen nur ein Sproß, zuweilen eine Kette von solchen gebildet wird. Viele aber erzeugen stets Sproßketten, z. B. Autolytus prolifer Müll.

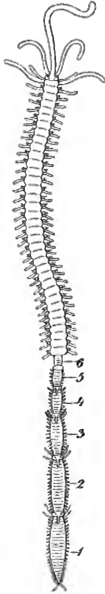


Abb. 323. Autolytus varians Verrill, Muttertier mit einer Kette von fünf gesonderten Sprossen (*1–5*), *6* Wachstumszone. Nach Mensch.

Und schließlich kann die Ähnlichkeit mit der gewöhnlichen Teilung in zwei gleiche oder nahezu gleiche Teile noch mehr verwischt werden: an dem unversehrten Tier bildet sich nicht von einem Segment der Mitte aus, sondern vom vorletzten Segment (Abb. 320 *Va, 2*) aus eine Wachstumszone, von der aus eine Kette von Sprossen entsteht, und bei dem hintersten Sproß ist dann nicht die ganze Kette der Segmente mit Ausnahme der vordersten von dem ursprünglichen Tier übernommen, sondern nur das Endsegment; die anderen sind auch für diesen Sproß gleichsam neu gebildet. So ist es bei Myrianida (Abb. 320 *Vb*). Aber daß auch hier die ganze Kette, so lange sie zusammenhängt, einen notwendigen Bestandteil des ursprünglichen Wurmes ausmacht, leuchtet am besten ein durch die Erwägung, daß ja der After des Wurms am Ende der Kette liegt; Speisereste müßten also den Darm der neugebildeten Individuen passieren, um nach außen zu gelangen; erst nach Abtrennung der Kette muß das vorderste Teilstück einen neuen After bilden.

In allen diesen Fällen sind die abgetrennten Teilstücke Geschlechtstiere, die mit der Entleerung der Geschlechtsprodukte ihr Dasein beendigt haben und sterben. Das ursprüngliche Stück enthält zuweilen ebenfalls Eier, meist aber nicht. Indem so von einem Wurm aus eine Anzahl Geschlechtstiere zu verschiedenen Malen entstehen, ist es ohne Schaden für die Art möglich, daß diese ihre ganze Existenz mit der einmaligen Bildung von Eiern und Samenfäden erschöpfen; oft wird fast die gesamte Stoffmasse dieser Sprosse dazu aufgebraucht: ihr Darm schrumpft zu einem Faden ein, ihre Körperwand verdünnt sich unter Degeneration der Muskulatur, und nur die Muskeln der Parapodien bleiben unbeeinträchtigt und sorgen für die Fortbewegung des Individuums und damit für die Verbreitung der Art.

Die weite Verbreitung der Fortpflanzung durch Teilung und vielleicht auch die hohe Regenerationsfähigkeit bei den Borstenwürmern hängt wohl eng mit ihrem Körperaufbau und ihrer Wachstumsweise zusammen. Der Körper besteht aus im allgemeinen gleichwertigen Einzelabschnitten, den Ringeln oder Segmenten, und diese nehmen während der Lebensdauer des Wurmes durch Wachstum am Hinterende an Zahl zu; die Segmentzahl ist nicht nur bei den verschiedenen Arten sehr wechselnd — sie bewegt sich in der Familie der Regenwürmer z. B. zwischen 40 und 400 — sondern schwankt auch für jede einzelne Art in recht weiten Grenzen — Lumbricus herculeus Sav. hat 110—180 Segmente. Im scharfen Gegensatz dazu stehen andre Ringelwürmer, die Egel, die ja von vielen

für nahe Verwandte der Oligochaeten erklärt werden; bei ihnen ist die Zahl der (inneren) Körpersegmente für alle Gattungen und Arten genau die gleiche und beträgt 33; diese Anzahl ist schon bei den jungen Tieren vorhanden und findet während des Lebens keine Vermehrung — aber bei ihnen sind auch kaum Spuren von Regeneration und keine Teilungserscheinungen bisher gefunden worden. Es geht das sehr wahrscheinlich schon auf die ersten Anlagen im Embryo zurück; wir werden unten für die Rippenquallen den Gründen für die mangelnde Regenerationsfähigkeit weiter nachzugehen suchen.

Knospung kommt bei den Borstenwürmern nicht vor. Der einzige Fall, der zu solcher Deutung zunächst verleiten könnte, kann wohl auch anders erklärt werden: es ist das die seltsame Verzweigung von Syllis ramosa M'Int. (Abb. 324). Dieser im Indischen Ozean gefundene Wurm wohnt in einem Kieselschwamm, in dessen Geißelkanäle sich die einzelnen Äste des Wurmes erstrecken. Die vielen Äste sind wohl am besten als Regenerationsprodukte an verletzten Stellen aufzufassen, so daß der ganze Wurm ähnlich zustande gekommen wäre wie die oben abgebildete Planarie (Abb. 319) mit den experimentell erzeugten regenerierten Köpfen und Schwänzen. Von einer anderen Syllis-Art wurde gelegentlich ein Exemplar mit zwei Köpfen gefunden, das nur in dieser Weise zu erklären ist; an Gelegenheit zu Verletzungen wird es bei den scharfen Kieselnadeln des Schwammes, den der Wurm bewohnt, nicht fehlen. Knospung und Teilung sind im allgemeinen in ihrem Vorkommen so sehr geschieden, daß diese Erklärung einleuchtender ist, als bei einem einzelnen Borstenwurm Knospung anzunehmen. Der Umstand, daß es hauptsächlich, ja vielleicht ausschließlich Schwänze sind, die hier entstehen, spricht auch dafür, daß wir es nicht mit einer Knospung, sondern mit einem Regenerationszustand zu tun haben.

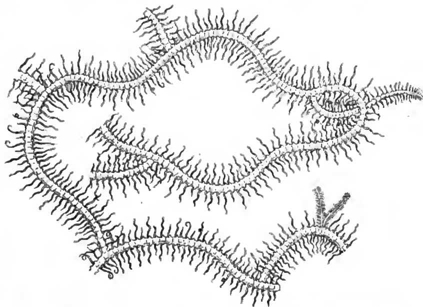


Abb. 324. Stück einer Syllis ramosa M'Int., verästelt, mit zahlreichen Schwanzenden, von denen hier drei sichtbar sind. Nach McIntosh.

Die verschiedenen Möglichkeiten in der Aufeinanderfolge der einzelnen Momente bei der Teilung, wie wir sie bei den Borstenwürmern kennen lernten, kehren auch bei den Plattwürmern, speziell den Strudelwürmern wieder. Von Planaria subtentaculata Drap. wird berichtet, daß die Trennung der Teilstücke vor der Regeneration erfolgt; bei andren Planarien soll die Reihenfolge umgekehrt sein. Der kleine rhabdocoele Strudelwurm Microstoma (Taf. 11) bildet kleine Sproßketten, indem die beiden Tochtertiere des ursprünglichen Individuums wachsen und schon wieder neue Trennungsstellen vorbilden, ehe ihre Trennung erfolgt. Die Trennungsebenen stehen in allen Fällen senkrecht zur Längsachse des Tieres. Bekannt ist die Loslösung einzelner Körperabschnitte bei den Bandwürmern; die sogenannten Glieder oder Proglottiden des Wurmes schnüren sich durch eine Furche gegen einander ab und lösen sich nach dem Heranwachsen und Reifen der in ihnen enthaltenen Geschlechtsorgane und nach der Begattung vom Gesamtkörper des Schmarotzers

los, um den Darm des Wirtstieres zu verlassen. Es erinnert dies an das sukzessive Lostrennen von Teilen des geschlechtsreifen Hinterendes bei dem Borstenwurm Clistomastus, das wir oben beschrieben haben. Ein Bandwurmglied kann man daher wohl als ein losgetrenntes, nicht zum vollständigen Individuum ergänztes Teilstück ansehen und hier von einer Fortpflanzung durch Teilung sprechen. Die geringe selbständige Lebensdauer und mangelnde Regeneration sprechen ebensowenig gegen diese Auffassung wie bei Haplosyllis und dem Palolowurm — dort wird ja bei nahen Verwandten das abgetrennte Stück zu einem vollkommenen Individuum ergänzt.

Schließlich finden wir die Fortpflanzung durch Teilung noch bei den Nesseltieren verbreitet, und zwar hauptsächlich bei den Scyphozoën; bei den Hydropolypen begegnet sie nur ganz ausnahmsweise, und zwar bei Protohydra leuckartii Greeff, bei Hydra wurde sie wenige Male beobachtet; bei den Hydromedusen kommt sie nur in vereinzelten Fällen vor, so bei der mit mehreren Mundstielen ausgestatteten Gastroblasta raffaeli Lang, wo durch Zerschnürung des Schirms zwei Individuen aus einem entstehen können. Bei den Scyphozoën dagegen ist die Teilung weit verbreitet: sie ist neben der Knospung das Mittel zur Bildung der Korallenstöcke, sie kommt neben der seltneren Knospung (Abb. 325) bei den Aktinien vor und führt zur Bildung getrennter Einzelindividuen, und sie spielt in der Entwicklung der Scyphomedusen eine große Rolle. Bei Korallen verläuft die Teilungsebene parallel zur Symmetrieachse, bei Aktinien kann sie auch auf derselben senkrecht stehen. Diesen Fall haben wir z. B. bei Gonactinia prolifera Sars (Abb. 325): in halber Höhe des Körpers tritt eine Einschnürung auf, an deren Rändern bilden sich am basalen Stück kleine Hervorragungen, die Anlagen von Tentakeln, und wenn die Teilungsebene völlig durchschneidet, ergänzt sich an diesem Stück ein Schlundrohr, und es sind zwei Aktinien vorhanden. Auf die gleiche Art entsteht eine Qualle am Scyphistoma-Polypen. Aber hier kann durch Verzögerung der Lostrennung und weitere Teilung dasselbe eintreten, was bei den Autolytus-Arten als Bildung von Sproßketten geschildert wurde: es entsteht eine ganze Reihe von Anlagen junger Quallen, die übereinander liegen wie ein Satz von Tellern: diese „Kettenbildung" ist sogar das Gewöhnlichere und wird als Strobilation bezeichnet. Ein Scyphistoma-Polyp in derartig wiederholter Teilung heißt

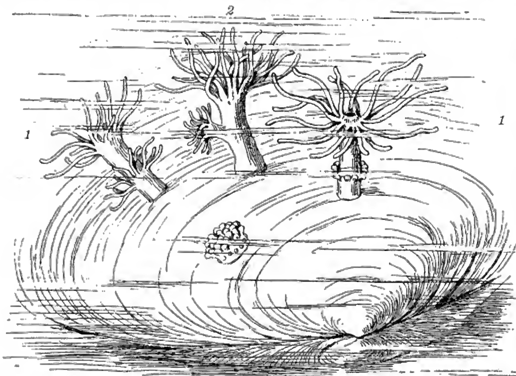


Abb. 325. Gonactinia prolifera Sars auf einer Muschelschale (Scrobicularia). 1 in Teilung, 2 mit Knospe. Vergrößert. In Anschluß an Blochmann und Hilger.

eine vielscheibige oder polydiske Strobila (Abb. 326); wenn er nur eine einzige Qualle auf einmal abschnürt, so stellt er eine einscheibige, monodiske Strobila dar.

Gerade bei den Scyphozoën, wo Längs- und Querteilung nebeneinander bei verwandten Formen vorkommen — z. B. Durchschnürung parallel der Symmetrieachse bei Gastroblasta und den Korallen, senkrecht zu ihr bei den Aktinien — leuchtet es ein, daß durch die Richtung der Teilung kein grundsätzlicher Unterschied bedingt wird. Diese hängt nicht von der systematischen Zugehörigkeit ab, sondern ist durch die Körperform gegeben: die Teilung geschieht meist in der Ebene der kürzesten Achsen. Wieweit etwa der Anordnung der Muskeln dabei eine Rolle zukommt, wäre noch zu ermitteln.

Die biologische Bedeutung der Teilung läßt sich am deutlichsten an der Reihe der Borstenwürmer erkennen: überall, wo freibewegliche Teilstücke entstehen — und das ist

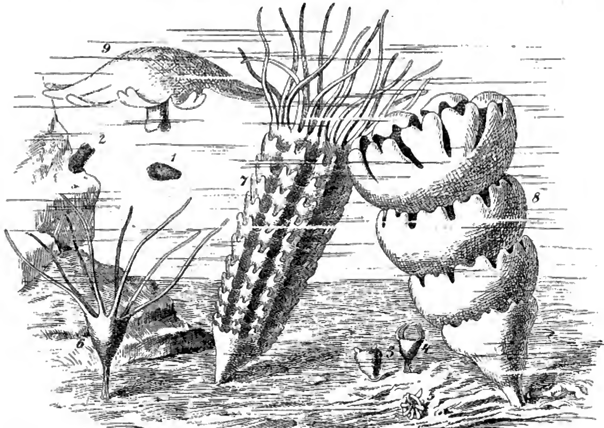


Abb. 326. Entwicklung einer Scheibenqualle (Aurelia).
Die bewimperte Larve (1) setzt sich fest (2) und wird unter Ausbildung von Tentakeln (3, 4, 5) zum Scyphistoma-Polypen (6). Durch wiederholte Einschnürungen bildet sich dieser zur Strobila um (7), von der sich dann die jungen Scheibenquallen abtrennen (8), um als sog. Ephyren (9) frei herumzuschwimmen. Diese wachsen sich zur fertigen Qualle aus. Alles vergrößert.

in den allermeisten Fällen so — unterstützt die Teilung die geschlechtliche Fortpflanzung: es werden die Geschlechtsprodukte, die von einem befruchteten Ei herstammen und in dem aus ihm entwickelten Individuum geborgen sind, auf zahlreichere Individuen verteilt; damit steigert sich die Aussicht, daß die jungen, aus diesen Geschlechtsprodukten sich entwickelnden Tiere an Stellen günstiger Existenz gelangen, ebenso wie die Aussicht, daß von den Teilstücken, den Trägern der Geschlechtsprodukte, möglichst viele den Nachstellungen ihrer Feinde entgehen. So ist es auch bei den Scyphomedusen; so besonders bei den Bandwürmern, wo die Teilung zur Abschnürung der geschlechtsreifen Proglottiden führt: hier, wo es von so vielen Zufälligkeiten abhängt, ob die befruchteten Eier bzw. die Larven aus ihnen wieder in den passenden Wirt gelangen, ist gerade die Verteilung der Eier auf möglichst viele Individuen der Weg, auf dem der Fortbestand der Art gesichert werden kann.

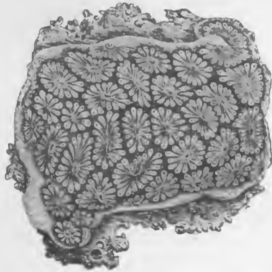
c) Knospung.

Die Knospung ist eine viel häufigere Erscheinung als die Teilung, wenn auch das Gebiet, über das sie verbreitet ist, nicht größer ist als bei jener; es gibt Tiergruppen, wo die Vermehrung durch Knospung beinahe die Regel ist und Fehlen derselben Ausnahme ist, so die Hydroidpolypen, die Moostierchen und die Salpen. Sicher ist es nicht zufällig, daß Knospung meist bei festsitzenden Tieren vorkommt, bei den Schwämmen, den Polypen, den Moostieren und den Ascidien. Wir kennen allerdings auch freischwimmende Formen, bei denen die Knospung eine große Rolle spielt: unter den Coelenteraten vermehren sich manche Hydromedusen durch Knospung, und die Siphonophoren sind Tierstöcke, die sich aus Einzelindividuen durch Knospung entwickeln; unter den Manteltieren findet sich bei den Salpen die Knospung allgemein verbreitet, und die Feuerwalzen (Pyrosomen) sind ebenfalls durch Knospung entstandene Tierstöcke. Aber diese Ausnahmen bestätigen geradezu die Regel; denn Siphonophoren sind stammesgeschichtlich von festsitzenden polypenartigen Vorfahren abzuleiten und haben wahrscheinlich diese Vermehrungsweise als Erbstück von den Vorfahren übernommen; das gleiche gilt nach allgemeiner Ansicht für die freischwimmenden Manteltiere (S. 106), deren Entwicklungsgeschichte gegenüber der ihrer Verwandten, der festsitzenden Ascidien, so abgeleitete Verhältnisse zeigt, daß wir diese für die ursprünglicheren ansehen müssen.

So liegt der Gedanke nahe, daß die Fortpflanzung durch Knospung mit der festsitzenden Lebensweise in nahem Zusammenhange steht. Die festsitzenden Tiere haben keine Ausgaben für die Fortbewegung; ihr Muskelapparat braucht daher von vornherein nicht in der Ausdehnung angelegt zu werden wie bei den freibeweglichen — so haben z. B. die Moostierchen keinen Hautmuskelschlauch — und auch die Stoffe, die bei freibeweglichen Tieren zur Ernährung und Erneuerung der Muskulatur zur Verwendung kommen, können erübrigt werden. So ist Material zu einem „Wachstum über das individuelle Maß hinaus" vorhanden. Freilich könnte dies Material auch zur Vergrößerung des Individuums oder für die vermehrte Bildung von Geschlechtsprodukten verwendet werden, und es wird auch von manchen Tieren der angeführten Gruppen so verwendet: die großen Glasschwämme (Euplectella u. a.), große Hydroidpolypen (Monocaulus), große Aktinien und Ascidien knospen nicht; es sind nur kleine Arten, die diesen Weg der Fortpflanzung einschlagen. Dazu kommt noch: Die durch Knospung hervorgebrachten Individuen bleiben meist in unmittelbarer Nähe ihres Muttertieres; denn sie bleiben entweder ständig mit ihm verbunden oder sind doch, wenn sie frei werden, meist nicht sehr bewegungsfähig. Daher kommt Knospung in der Hauptsache bei solchen Formen vor, bei denen eine Konkurrenz um die Nahrung nicht stattfindet: die allermeisten knospenden Tiere sind Strudler; sie ernähren sich besonders von Detritus, von Zerfallprodukten organischer Wesen und sind geradezu auf das angewiesen, was ihnen in den Mund fällt; der Flimmerstrom, den sie erzeugen können, vermag ihre Nahrung nur aus kleinem Umkreise heranzustrudeln. So führt die Knospung hier gerade zur angemessenen Ausnutzung günstiger Existenzbedingungen: je besser die Nahrungsbedingungen, um so lebhafter die Knospung, und wo die Individuen den Rand des günstigen Gebietes erreichen und auf knappere Nahrung kommen, wird damit auch lebhaftere Knospung verhindert; die Besiedelung zusammenhängender Gebiete wird damit sicherer gewährleistet als durch freischwimmende Larven. Ein knospendes Tier aber, das wie Hydra freischwimmende Beute zu fassen vermag, ist nicht durchaus an die Stelle gebannt und

bleibt auch mit seinen Knospen nicht in Zusammenhang; vielmehr trennen sich diese los und entfernen sich vom Muttertier. Da, wo knospende Tiere freischwimmend sind, wie die Salpen, ändern sich die biologischen Bedingungen und ähneln mehr denen, die für die Teilung maßgebend sind.

Die Knospung bildet bei den festsitzenden Formen eine Ergänzung zur cytogenen Fortpflanzung: aus den befruchteten Eiern entstehen meist freischwimmende Larven, die extensiv für die Verbreitung der Art auf große Strecken sorgen; die Knospung dagegen bewirkt die intensive Besiedelung der einmal besetzten Punkte. Für die geschlechtliche Fortpflanzung bietet das wiederum den Vorteil, daß zahlreiche Männchen und Weibchen an einem Orte vorhanden sind. Zwar ist bei den festsitzenden Tieren ja häufig durch hermaphroditische Vereinigung beider Geschlechter auf ein Individuum die Befruchtung der Eier gesichert; aber Fremdbefruchtung ist, wie wir sehen werden, erfahrungsgemäß von Vorteil, und dieser Vorteil wird bei festsitzenden Tieren am ehesten durch Zusammenwohnen in großer Zahl erreicht.


Abb. 327. Kolonie von zusammengesetzten Ascidienstöcken (Polycyclus cyaneus Drasche) auf einem Stein. Vergrößert. Nach v. Drasche.

Die durch Knospung entstehenden neuen Tiere können sich von den Muttertieren lostrennen, wie wir das von Hydra geschildert haben, oder sie bleiben mit ihnen in dauerndem Zusammenhang. Indem dann die alten Individuen sich mit zahlreichen Knospen umgeben, die ihrerseits wieder Knospen treiben, kommt es zur Bildung zusammenhängender Gemeinschaften, der Tierstöcke. Die Bildung von Stöcken ist sehr häufig bei Schwämmen: ein aus dem befruchteten Ei entwickeltes Schwammindividuum besitzt zahlreiche Zufuhröffnungen (Poren), aber nur eine große Ausfuhröffnung (Oskulum); durch Wachstum dehnt sich sein Binnenraum aus, und durch Knospung kommt es dann zur Bildung neuer Individuen mit neuen Oskula, deren Zahl uns die Zahl der Individuen anzeigt, die den Stock zusammensetzen. Durch Knospung entstehen so die Korallenstöcke, zu deren Bildung auch Teilung beitragen kann, ferner die Stöcke der Moostierchen (Taf. 11), die Stöcke der zusammengesetzten Ascidien (Abb. 327) und die Feuerwalzen. Im einzelnen ist die Bildung der Knospen ungemein verschieden.

Häufig geht die Knospung des neuen Tieres nicht unmittelbar vom Körper des Muttertiers aus, sondern von Ausläufern oder Stolonen, die von der Fußscheibe aus auf der Unterlage entlang wachsen und von Stelle zu Stelle neue Individuen entstehen lassen. Stolonenbildung ist sehr verbreitet bei den Hydroidpolypen (Abb. 328), hier und da kommt sie bei Ascidien (Clavellina) vor. Bei den Salpen entstehen freie, von dem Muttertier sich abtrennende Knospen in eigenartiger Weise, die mit der Entwicklung von Ascidienknospen an Ausläufern vergleichbar ist und sich wohl auch aus ähnlichen Verhältnissen festsitzender Vorfahren herausgebildet hat. Auch hier ist ein Ausläufer vorhanden, aber man kann ihn einen inneren nennen; er liegt ventral am Hinterende der Salpe, als Gewebsstrang, der sich aus den drei Keimblättern zusammensetzt und mit diesen dauernd in Verbindung bleibt. Dieser Keimstrang, der Stolo prolifer, zerfällt von seinem freien Ende aus in Abschnitte, deren jeder sich in eine junge Salpe um-

wandelt; die so entstandenen neuen Tiere bleiben noch längere Zeit als Kette (Abb. 331) aneinander haften und trennen sich erst später voneinander, um dann Eier und Samen hervorzubringen und sich „geschlechtlich“ fortzupflanzen.

Durch Knospung entstehen nicht immer, wie bei Hydra, Tiere, die dem Muttertier ähnlich sind; bei vielen Hydroidpolypen entstehen am Köpfchen glockenartige Individuen, die sich als freischwimmende Quallen loslösen (Abb. 22 und 328). In ähnlicher Weise können Tierstöcke, die durch Knospung entstanden sind, dadurch besonders bemerkenswert sein, daß die von dem Muttertiere ausgehenden Einzelindividuen des Stockes nicht untereinander gleich sind, sondern verschiedene Gestalt und verschiedene Funktion annehmen. Zwischen den Individuen ist eine Arbeitsteilung eingetreten, und sie verhalten

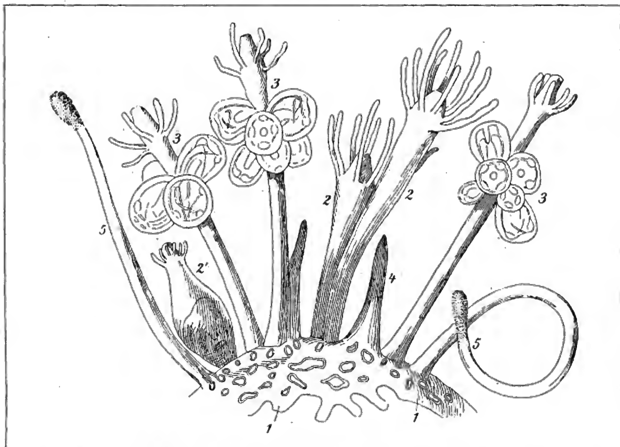


Abb. 328. Hydroidpolypenstock, Podocoryne carnea Sars.
1 Wurzelausläufer (Stolonen), 2 Freßpolypen, 2' mit Nahrung im Darm, 3 Geschlechtspolypen mit Medusenknospen, die sich später loslösen, 4 Skelettpolypen mit Kutikularskelett, 5 Spiralpolypen mit Nesselkapselbatterien am Ende. Vergrößert. Nach Grobben.

sich physiologisch zueinander fast wie die Organe eines Einzeltieres; da sie alle untereinander zusammenhängen, so genügt es, wenn die Nahrungsaufnahme auf einzelne beschränkt bleibt und nur diese bekommen eine Mundöffnung; andere bilden die Geschlechtsorgane aus, noch andere übernehmen den Schutz des Stockes durch Ausbildung von Waffen. Der Siphonophorenstöcke mit ihrer Arbeitsteilung wurde schon früher gedacht (S. 35 u. Abb. 14); hier sei nur noch auf ähnliche Bildungen bei den Hydroidpolypen hingewiesen (Abb. 328).

Die Knospung mit nachfolgender Abtrennung der Knospe, wie wir sie von Hydra schilderten, ist nicht so häufig wie die Stockbildung. Die Ausbildung quallenartiger Knospen an Hydroidpolypen, die sich abtrennen, wurde schon erwähnt; sie sind Geschlechtstiere, in denen Eier und Samenfäden reifen. Auch an manchen Schwämmen treten frei-

werdende Knospen auf: sie entstehen als papillenartige Hervorragungen der Oberfläche und enthalten eine Geißelkammer; nach der Lostrennung setzt sich die Knospe fest und wird zu einem jungen Schwamm.

Eine ganz eigenartige Knospenbildung, eine innere Knospung, begegnet uns bei zwei verschiedenen Tiergruppen, bei den Schwämmen und den Moostierchen. Die Süßwasserschwämme sind Tierstöcke, deren Leben manchen Fährlichkeiten ausgesetzt ist; in den nördlichen Ländern sterben sie meist zu Beginn der kalten Jahreszeit ab, in den Tropen wird ihnen die Trockenheit verderblich. Vorher entstehen in ihnen Bildungen, die äußerlich fast aussehen wie Dauereier: runde, mit harter Chitinschale umgebene Körper, die noch durch Kieselgebilde von verschiedener Gestalt, Nadeln oder sogenannte Amphidisken, geschützt sind. Aber die Schale birgt nicht eine, sondern eine ganze Anzahl Zellen (Abb. 329): es sind Wanderzellen, mit Vorratsstoffen beladen, die sich zur Bildung der Gemmula an einer Stelle versammelt haben und dort durch die Tätigkeit anderer Zellen des Schwammkörpers mit der Hülle umgeben worden sind. Von einem Embryo unterscheidet ein solcher Keim sich dadurch, daß seine Zellen nicht das Teilungsprodukt einer einzigen Zelle, des befruchteten Eies, sind, sondern weniger eng zusammengehören. Die Gemmulae überdauern, gegen Witterungseinflüsse unempfindlich, die ungünstige Jahreszeit; treten wieder günstige Bedingungen ein, so wandern die Zellen durch eine vorgebildete Öffnung (4) aus der Hülle aus und bilden sich zu einem kleinen Schwamm um, der dann wächst und weiter knospt. Ähnliche Gemmulae finden wir auch bei einigen meerbewohnenden Schwämmen. — Die Dauerkeime der Moostierchen des süßen Wassers, Statoblasten genannt, zeigen in ihrer Entstehung insofern noch größere Ähnlichkeit mit anderen Knospungserscheinungen, als die in sie eingehenden Zellen aus mehreren Keimblättern stammen, also schon eine gewisse Differenzierung besitzen. Sie entwickeln sich am sogenannten Funikulus, einem Gewebsstrang mit ektodermaler Achse und mesodermaler Hülle, unter Zellwucherung und umgeben sich mit einer chitinigen Hülle; sie gelangen passiv aus der Elternkolonie heraus, können Hitze, Kälte und Trockenheit überdauern und entwickeln sich schließlich, wenn die Bedingungen wieder günstig sind, zu neuen Kolonien.

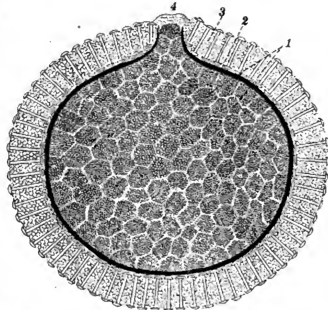


Abb. 329. Gemmula eines Süßwasserschwamms (Ephydatia) im Durchschnitt, schematisch. 1 Keimzellen, 2 Chitinhülle, 3 Schale mit doppelquirlförmigen Kieselkörperchen (Amphidisken), 4 Porus. Stark vergrößert.

Wir sahen, daß bei Hydra sich beide Keimblätter an der Bildung der Knospe beteiligen: das Ektoderm des alten Tieres liefert das Ektoderm der Knospe, und ebenso steht es mit dem Entoderm. Das gleiche finden wir in den meisten Fällen, wo Knospung stattfindet. Aber wie bei der Regeneration, so zeigt sich auch hier, daß die Bestimmtheit der Keimblätter keine absolute ist, daß vielmehr zuweilen ein stellvertretendes Eintreten der Keimblätter für einander möglich ist: Chun hat nachgewiesen, daß sich an gewissen Hydromedusen, den Margeliden, die Knospen nur aus ektodermalem Material aufbauen.

Die vegetative Fortpflanzung findet sich im allgemeinen nur bei kleinen Formen. So pflanzen sich unter den Schwämmen die großen Hexaktinelliden, unter den Hydroidpolypen die wenigen großen Formen wie Monocaulus u. a., unter den Strudelwürmern die größeren Trikladen und die Polykladen nicht vegetativ fort; unter den Hydromedusen sind es durchweg kleine Formen, welche Knospung zeigen, ebenso wie die sich durch Teilung vermehrenden Aktinien klein sind; die Moostierchen sind durchweg von geringer Größe und bei den Borstenwürmern zeigen gerade die kleinsten Formen die häufigste Teilung. Das hängt aufs engste damit zusammen, daß die vegetative Fortpflanzung nicht die einzige Art der Vermehrung bei diesen Tieren ist; zwischen vegetativ entstandene Generationen schalten sich gamogenetisch entstandene ein. Wenn nun die geringe Körpergröße, die in der Organisation begründet ist, gar manche Vorteile bringt, z. B. für die Bewegung oder Atmung, so hat sie unter anderem den Nachteil, daß die Menge der Eier und des Samens, die in einem so kleinen Körper zur Entwicklung kommen kann, nur verhältnismäßig gering ist. Wir werden nun noch sehen, daß Eier und Spermatozoën von dem befruchteten Ei, aus dem sich das Tier entwickelte, in direkter Linie abstammen, ohne Einschaltung von Körperzellen. Größere Tierarten bekommen im allgemeinen vom Muttertier im befruchteten Ei eben nicht mehr Keimsubstanz auf den Weg als kleinere, und doch ist die Menge der dorther stammenden Geschlechtsprodukte eine weit bedeutendere. Wenn daher bei kleinen Tierarten die Produktion der Geschlechtsprodukte durch vorhergehende vegetative Vermehrung des vom Ei abstammenden Tieres auf zahlreichere Individuen verteilt wird, so kann die vom befruchteten Ei herkommende Keimsubstanz besser ausgenutzt, so können mehr Eier und Spermatozoën produziert werden, als wenn jenes sich gleich wieder geschlechtlich fortpflanzte. Der alte Superintendent J. C. Schäffer berechnet, daß aus einer Hydra während einer fünfmonatlichen Vegetationsperiode durch Knospung etwa 25000 Individuen geworden sind; sie mögen die gleiche Masse vorstellen wie eine große Aktinie und zusammen etwa ebenso viel Geschlechtsprodukte wie eine solche produzieren.

Der ausgesprochenen Ansicht, daß nur kleine Tiere sich vegetativ fortpflanzen, scheinen die Salpen zu widersprechen; für sie kann auch die eben dargelegte Überlegung nicht gelten. Bei ihnen scheint der Vorteil, den die vegetative Fortpflanzung gewährt, sich darauf zu beschränken, daß die Geschlechtsprodukte auf möglichst viele Individuen verteilt werden und dadurch für ihr Fortkommen bessere Aussichten erhalten. Das geht hier so weit, daß jedes der geknospten Individuen nur ein Ei enthält oder, um es anders auszudrücken, daß für jedes Ei ein besonderes Individuum als Träger entsteht.

3. Abwechselndes Auftreten verschiedener Fortpflanzungsarten.

Wir kennen viele Fälle, wo im Laufe der Vermehrung bei einer Tierart mehrere Fortpflanzungsweisen nacheinander auftreten: ein aus einem befruchteten Ei, also gamogenetisch entstandenes Individuum z. B. pflanzt sich, ohne Geschlechtsprodukte zu erzeugen, nur auf vegetativem Wege fort, seine Nachkommen vielleicht ebenso, bis dann wieder Eier und Samenfäden gebildet werden und aufs neue eine gamogenetische Generation auftritt. Wenn die vier Fortpflanzungsweisen beliebig zu zweien kombiniert werden könnten, müßten sechserlei verschiedene Verknüpfungen auftreten: Gamogonie mit Agamogonie, mit vegetativer Fortpflanzung, mit Parthenogenese; Agamogonie mit vegetativer Fortpflanzung oder mit Pathenogenese; vegetative Fortpflanzung mit Parthenogenese.

In der Natur kommen nur die drei ersten Zusammenstellungen vor: also stets Gamogonie mit einer der anderen Weisen gepaart. Nur dadurch, daß noch eine dritte Weise zu einem solchen Zyklus hinzukommt, wird die Zusammenstellung noch verwickelter. So treffen wir in der Entwicklung von Trichosphaerium (s. unten) Gamogonie, vegetative Fortpflanzung und Agamogonie vereinigt, bei dem Malariaparasiten die beiden ersteren in gelegentlicher Verbindung mit Parthenogenese. Doch das sind Ausnahmefälle.

Diese Aufeinanderfolge verschiedener Fortpflanzungsarten bei verschiedenen Gliedern derselben Generationsreihe gewinnt meist noch dadurch an Interresse, daß die beiderlei auf verschiedene Weise erzeugten Individuen verschieden gestaltet sind. Vielfach hatte man die so zusammengehörigen Tierformen zu verschiedenen Arten, ja nicht selten zu verschiedenen Gattungen gestellt und mußte dann erkennen, daß sie in den gleichen Zeugungskreis hineingehören, daß es nur ein Wechsel verschieden aussehender Generationen derselben Tierart sei, was man vor sich hatte. Generationswechsel hat man diese Erscheinung genannt. Wenn nebeneinander bei der gleichen Tierart zwei verschiedene Fortpflanzungsweisen vorkommen, ohne auf verschiedene Generationen verteilt zu sein, wie Gamogonie und vegetative Fortpflanzung bei Stylaria oder Hydra, so ist das kein Generationswechsel.

Die ursprünglichste Art des Generationswechsels ist die Verknüpfung von Gamogonie und Agamogonie, die bei den einzelligen Wesen eine ungemeine Verbreitung hat. Sie kommt aber auch nur dort vor; denn die Agamogonie ist auf die Einzelligen beschränkt. Wenn wir hierbei von primitivem Generationswechsel sprechen, so findet das schon seine Stütze in dem ausschließlichen Vorkommen bei den niedersten Lebewesen; die innere Begründung dafür können wir erst im Laufe der weiteren Ausführungen geben.

Als Beispiel für den primitiven Generationswechsel wählen wir den Fortpflanzungskreis eines im Meere lebenden Wurzelfüßers, Trichosphaerium sieboldii Schn. (Abb. 330). Das erwachsene Individuum (I) ist ein zwischen Schlamm und Algen lebendes Wesen von kugelförmiger Gestalt, das von einer gallertartigen Hülle umgeben ist, durch die eine Anzahl fadenförmiger Protoplasmafortsätze, Pseudopodien, hervorragen; der Plasmakörper enthält zahlreiche Kerne. Die Art tritt in zwei Formen auf, die sich hauptsächlich durch die Hüllbildungen unterscheiden: bei der einen (I) ist die Hülle mit dichtstehenden, radiär gerichteten Stäbchen von kohlensaurem Magnesium besetzt, bei der anderen (VI) ist sie nackt. Diese beiden Formen verdanken verschiedenen Fortpflanzungsarten ihren Ursprung. Die Form mit stacheliger Hülle pflanzt sich agametisch fort: um jeden der zahlreichen Kerne grenzt sich eine gewisse Masse des Protoplasmas ab (II), die so entstandenen Teilstücke gelangen durch Platzen der Hülle ins Freie (III), umgeben sich jedes mit einer neuen Hülle und senden fadenförmige Pseudopodien aus (IV): sie bilden junge Trichosphärien ohne Stachelhülle und werden, unter Vermehrung der Kerne durch Zweiteilung und Zunahme des Protoplasmas (V), zum ausgewachsenen Individuum der zweiten Form (VI). Diese stachellose Form pflanzt sich gamogenetisch fort: die Pseudopodien werden eingezogen, die Kerne teilen sich zu wiederholten Malen und die Protoplasmamasse zerfällt in so viele Portionen als Kerne vorhanden sind (VII). So entstehen kleine Teilstücke, deren jedes ein Paar Geißeln bildet und nach Sprengung der Hülle ausschwärmt (VIII): es sind die Gameten; bei Trichosphaerium bilden alle Individuen gleichgroße Gameten. Zwei solche Isogameten, die von verschiedenen Individuen stammen, verschmelzen miteinander, ihre Kerne vereinigen sich und das Produkt der Kopulation (XI) wächst wieder unter Bildung einer Hülle, Kernvermehrung und Aus-

sendung von Pseudopodien (XII ff) zu einem stacheligen Trichosphaerium (I) aus. Damit ist der Zeugungskreis geschlossen. Er kompliziert sich noch dadurch, daß sowohl

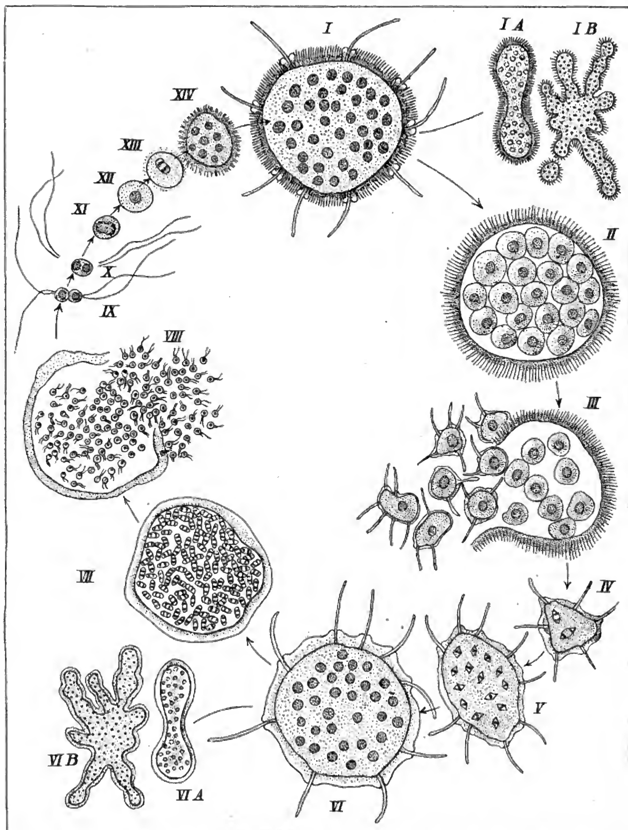


Abb. 330. Generationswechsel von Trichosphaerium sieboldii Schn. Erklärung im Text. Nach Schaudinn.

die stachelige als die stachellose Form, die ja vielkernig sind, sich durch Zerschnürung in zwei oder mehrere Teile vegetativ vermehren können. (I A u. B, VI A u. B). Eine Erklärung für den Dimorphismus der beiden Generationen fehlt bei Trichosphaerium.

Ein Generationswechsel ähnlicher Art findet sich bei den Protozoën fast allgemein verbreitet; er wird dort besonders deutlich, wo die Formen mit verschiedener Fortpflanzung auch ein verschiedenes Aussehen haben, wie bei vielen schalentragenden Foraminiferen und vor allem häufig bei den schmarotzenden Sporozoën, wie dem Malariaparasiten, den Coccidien u. a.

Den Wechsel zwischen Gamogonie und vegetativer Fortpflanzung hat man durch den Namen Metagenese von den anderen Arten des Generationswechsels unterschieden. Hier produzieren stets ungeschlechtlich bleibende Individuen auf vegetativem Wege die Geschlechtstiere. Die Metagenese kann sich natürlich nur bei jenen Abteilungen der Metazoën finden, wo jene Fortpflanzungsweise vorkommt. Am auffallendsten wird sie durch die Verschiedenheit der beiden Generationen dort, wo die eine derselben festsitzend, die andre frei beweglich ist. Dies Verhalten ist unter den Nesseltieren weit verbreitet. Wir betrachten es zunächst bei den Schirmquallen, den Scyphomedusen (Abb. 326). Aus dem Ei einer Meduse, z. B. einer Ohrenqualle (Aurelia aurita Lam.), geht eine freischwimmende bewimperte Larve hervor, die sich nach kurzem Herumschwärmen festsetzt und zu einem Polypen mit Schlundrohr und Magensepten nach Art der Scyphopolypen wird. Dieser wächst zunächst, bleibt aber im Vergleich zu der Meduse sehr klein; man hielt ihn früher für eine besondere Polypengattung und gab ihm den Namen Scyphistoma. Wie schon oben (S. 516) geschildert, trennt sich dann die Mundscheibe des Polypen durch eine Ringfurche ab; der ersten Furche folgt eine zweite, dieser eine dritte usf., so daß zahlreiche Scheiben aufeinander liegen: es entsteht eine sogenannte Strobila. Die oberste der Scheiben beginnt zunächst sich umzubilden, indem ihr Rand sich in acht Doppellappen auszieht; zwischen diesen entstehen Tentakeln und Sinneskolben, und schließlich trennt sich die Scheibe als freischwimmende junge Qualle, sogenannte Ephyra, von der Strobila los. Das Hauptwachstum der Ephyra geschieht erst nach dem Freiwerden, und die fertige Qualle hat oft einen Durchmesser, der den der eben losgelösten Ephyra um mehr als das Hundertfache übertrifft. Die Qualle wird geschlechtsreif, und aus den befruchteten Eiern solcher Quallen entstehen dann wieder Scyphistoma-Polypen. Der Vorgang kann sich noch dadurch verwickelter gestalten, daß an dem Scyphistoma eine Knospe entsteht, die sich loslöst und wieder zu einem Scyphistoma wird, an dem dann ebenfalls Strobilation erfolgt.

Den Schlüssel für die Entstehung des Generationswechsels der Scyphomedusen bieten uns analoge Verhältnisse, die wir bei Hydroiden kennen. An den Hydroidpolypen entstehen glockenartige Knospen als Träger der Geschlechtsprodukte; diese bleiben bei manchen Formen an ihrem Entstehungsort und werden dort geschlechtsreif, z. B. bei den Plumularien; bei anderen lösen sie sich als freischwimmende Randquallen (Hydromedusen) los (Abb. 22 und 328) und kommen erst dann zur Reife. Im ersten Falle also bilden sie mit dem Mutterpolypen einen Tierstock mit verschieden gestalteten Personen, und die freischwimmenden Randquallen sind freigewordene Personen eines solchen Tierstocks, denen die Verbreitung der Geschlechtsprodukte obliegt. Aus ihren Eiern entwickeln sich wieder Hydropolypen, und so geht der Wechsel zwischen gamogenetisch entstandenen Polypen und vegetativ entwickelten Medusen ständig weiter. So sind wahrscheinlich auch die Scyphomedusen stammesgeschichtlich von dauernd festsitzenden Polypen abzuleiten, und ihr Generationswechsel bietet eine „kurze Rekapitulation“ ihrer Stammesgeschichte. Die Polypenform aber ist hier außerordentlich zurückgetreten gegenüber der Quallenform; sie bleibt klein und unscheinbar und ist gleichsam zum vorübergehenden Entwicklungsstadium der

Qualle herabgedrückt. Ja, es gibt Quallen, bei denen sie ganz unterdrückt ist, wo sich also aus dem Ei wieder eine freischwimmende junge Qualle entwickelt, z. B. **Pelagia** noctiluca Pér. Lsr., die Leuchtqualle der Nordsee. Ähnliches kann auch bei manchen Hydromedusen eintreten.

Deutlicher noch ist die Entstehung jenes Generationswechsels, der durch die Teilungserscheinungen bei der Gattung Autolytus zustande kommt. Es wurde schon geschildert, daß hier durch Teilung von meist geschlechtlos bleibenden Individuen männliche und weibliche Tiere von anderem Aussehen entstehen, aus deren befruchteten Eiern sich wieder die geschlechtslose Ammengeneration entwickelt. Der Vergleich der oben aufgeführten verschiedenartigen Teilungsvorgänge bei den Syllideen zeigt, wie hier die Verteilung der

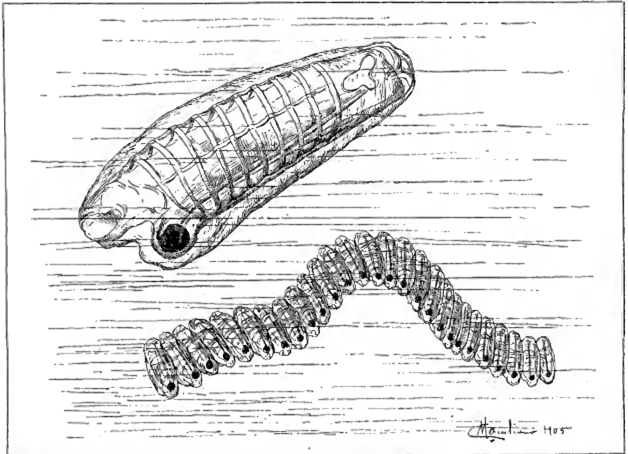


Abb. 331. Eine solitäre Salpe (Salpa africana Forsk.) und ein Stück einer zugehörigen Salpenkette (S. maxima Forsk.). Auf 1/2 verkleinert.

Geschlechtsreifung auf eine zweite Individuenreihe allmählich erworben ist: bei vielen Syllideen ist es einfach der hintere Abschnitt des Körpers, in dem die Geschlechtsprodukte reifen und Rudergliedmaßen entstehen; bei Haplosyllis wird dieser Teil vom Rest abgetrennt wie ein Körperglied; bei Syllis hyalina Gr. wird er zum selbständigen Tier durch Regeneration seines Vorderendes, und bei vielen Autolytus-Arten entstehen ganze Ketten solcher Sprossen, die schon am Muttertier sich völlig ergänzen. So hat sich durch allmähliche Übergänge in den beiden letzten Fällen eine echte Metagenese herausgebildet. Der Vergleich der Abschnürung der Bandwurmglieder mit den Teilungsvorgängen bei diesen Ringelwürmern (S. 515) läßt auch die Fortpflanzung des Bandwurms als Generationswechsel erscheinen.

Für die Geschichte des Generationswechsels ist besonders der Zeugungskreis der Salpen von hoher Bedeutung geworden, weil es die erste, mit genügender Sicherheit

erkannte Form dieser Erscheinung war. Wir verdanken diese Entdeckung dem Dichter **Adalbert von Chamisso**. Auf seiner Weltreise mit dem russischen Schiffe Rurik fand er, daß Salpen von verschiedenem Aussehen zu dem gleichen Zeugungskreis gehörten. Die eine, kleinere Form entsteht durch Knospung an dem Stolo prolifer der anderen und heißt wegen des kettenartigen Zusammenhangs mit ihren an gleicher Stelle geknospten Geschwistern die Kettenform (Abb. 331 unten). Diese ist hermaphroditisch und es entwickelt sich in ihrem Ovar meist nur ein Ei, das seine Entwicklung im Muttertiere durchmacht; aus dem Ei entsteht wieder die Form mit einem Knospungsstolo (Abb. 331 oben); diese „Amme" stirbt nach vollendeter Knospung ab, ohne Geschlechtsorgane zu entwickeln. Die beiderlei Individuen haben verschiedenes Aussehen. Der Besitz des Stolo ist schon an sich bezeichnend für die vegetativ sich fortpflanzende Form, die „Amme"; da er aber für sie noch eine besondere Belastung mit sich bringt, hat er auch sonst einen Einfluß auf ihre Gestaltung: die Amme hat nämlich besser entwickelte Muskeln und mehr Muskelringe als das Geschlechtstier: z. B. bei Salpa democratica-mucronata Forsk. sechs gegen fünf bei der Kettenform, bei Salpa runcinata-fusiformis neun gegen sieben. So hängt der Dimorphismus der beiden Generationen mit ihrer verschiedenen Fortpflanzungsart zusammen.

Es bleibt noch die Form des Generationswechsels zu betrachten, die in einer Abwechslung von Gamogonie und Parthenogenese besteht, die sogenannte Heterogonie. Bei Rädertieren, Daphniden und Blattläusen folgen sich eine große Anzahl parthenogenetischer Generationen; dann treten, gewöhnlich auf irgend eine äußere Veranlassung hin, wie z. B. starke Erwärmung und damit Gefahr des Austrocknens der bewohnten Wassertümpel bei den beiden ersteren oder Eintreten der kalten Jahreszeit bei den letzteren, in einer Generation auch Männchen neben den Weibchen auf; diese Weibchen unterscheiden sich bei den Blattläusen von den Jungfernweibchen durch den Besitz einer Samentasche (Receptaculum seminis), die für jene ja überflüssig wäre. Nach Begattung legen die Weibchen befruchtete Eier ab, die häufig vor den unbefruchtet bleibenden durch dickere widerstandsfähigere Hüllen und reichen Dottergehalt ausgezeichnet sind; aus ihnen kommen dann wieder ausschließlich Weibchen, die eine neue Reihe parthenogenetischer Generationen eröffnen.

Etwas anders gestaltet sich die Heterogonie z. B. bei den Gallwespen, wo sie weit verbreitet ist. Als bestimmtes Beispiel nehmen wir jene Gallwespe, von der die großen kartoffelartigen Knospengallen an Eichenbüschen erzeugt werden (Abb. 332). Die Galle entsteht dadurch, daß ein flügelloses unbefruchtetes Weibchen (Biorhiza aptera Fab.) aus einer Generation, in der es gar keine Männchen gibt, im Winter eine junge Triebknospe mit Eiern belegt; aus den Eiern entwickeln sich geflügelte Männchen und flügellose Weibchen (Biorhiza terminalis Fab.), die von den Jungfernweibchen der vorigen Generation durch geringere Größe und andere Merkmale abweichen. Sie schlüpfen im Juli aus, und die begatteten Weibchen bringen ihre Eier in der Rinde von einjährigen Eichenwurzeln unter. Dadurch entstehen hier kirschengroße rötliche Wurzelgallen; in ihnen entwickeln sich im Laufe des nächsten Jahres ausschließlich weibliche Wespchen, die im Dezember ausschlüpfen und durch Ablage ihrer unbefruchteten Eier in Triebknospen wieder Kartoffelgallen erzeugen. So wechseln regelmäßig parthenogenetische und gamogenetische Generationen ab. Hier sind die Generationen nicht nur durch ihr äußeres Aussehen, sondern auch durch ihre Lebensgewohnheiten und die von ihnen erzeugten Gallen verschieden. —

Auffällig bei dem Generationswechsel ist es, daß stets eine der beiden in Wechsel tretenden Fortpflanzungsweisen die Gamogonie ist, die andere dagegen ist eine Fortpflanzungsweise, bei der es nicht zu einer Kopulation zweier Zellen kommt, möge sie nun cytogen oder vegetativ sein. Ja, wir kennen sogar nur ganz wenige Fälle, wo eine der Fortpflanzungsweisen ohne Kopulation ununterbrochen andauert; gewöhnlich tritt in gewissen Zwischenräumen die Möglichkeit einer Kopulation ein. Fortgesetzt agamogenetische

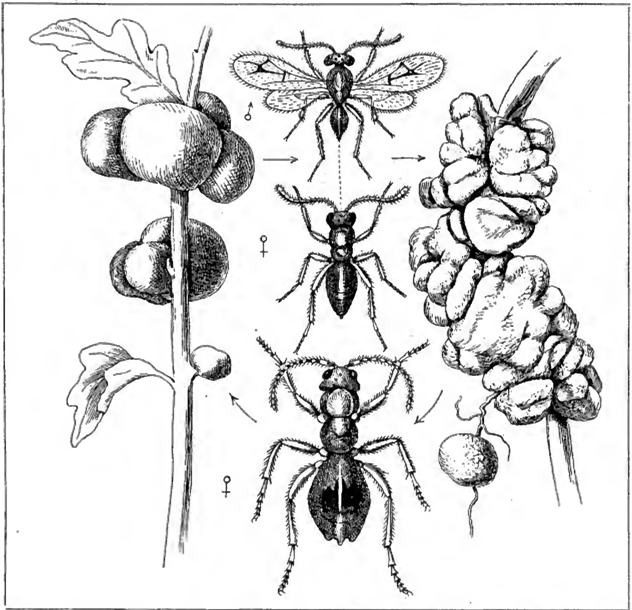


Abb. 332. Heterogonie bei Biorhiza terminalis-aptera Fab. Unten das Jungferweibchen von B. aptera; es erzeugt durch seine Eiablage Knospengallen an der Eiche; seine aus diesen ausschlüpfenden Nachkommen (B. terminalis) sind zweigeschlechtig und das befruchtete Weibchen erzeugt Wurzelgallen (rechts), aus denen wieder B. aptera auskommt.

Fortpflanzung ist nur bei einigen wenigen einzelligen Algen wahrscheinlich. Bei den Protozoën nahm man zwar früher an, daß sie sich einfach durch fortgesetzte Zweiteilung vermehren; man lernte erst nach und nach die Erscheinungen der Kopulation bei ihnen kennen und ist noch weit davon entfernt, sie bei jeder Einzelform nachgewiesen zu haben. Aber es sind schon so viele Fälle von Kopulation in den verschiedensten Abteilungen beobachtet worden, daß man gegen die Ansicht, die Kopulation sei bei den Protozoën allgemein verbreitet, kaum irgendwelche stichhaltigen Gründe anführen kann. Man hat zwar Infusorien durch viele Generationen ohne zwischentretende Konjugation gezüchtet;

Calkins erzielte binnen 23 Monaten 742 Generationen von Paramaecium; aber die Experimente endigten schließlich stets mit Degeneration der Individuen. — Vegetative Fortpflanzung durch langdauernde Zeiträume kennt man ebenfalls mit Sicherheit nur bei einzelnen Pflanzen, wie Trauerweide, Pyramidenpappel und Wasserpest (Helodea canadensis Rich. Mich.). Jene beiden Bäume kamen vom Osten her zu uns und sind in Europa bisher nur durch Stecklinge, nie durch Samen vermehrt; das gleiche gilt von der Wasserpest, die im Jahre 1836 von Amerika her nach Europa gelangte. Aber die Zahl der Generationen dürfte bei den langlebigen Bäumen immer noch keine große sein, und schon zeigt sich bei der Pyramidenpappel die Degeneration, und von der Wasserpest ist bekannt, daß ihre erschreckende Wucherungsfähigkeit, die anfangs in manchen Gegenden zu schweren Übelständen, wie Verstopfung von Schiffahrtskanälen und Vernichtung des Fischbestandes führte, schon sehr nachgelassen hat. Also auch hier ist das letzte Wort noch nicht gesprochen. Von der kleinen Ringelwurmart Chaetogaster sind zwar 45 Generationen in ununterbrochener Folge durch Teilung gezüchtet; doch damit ist nur gezeigt, daß eine ziemlich große Anzahl von Teilungen aufeinander folgen kann, aber nicht, daß überhaupt das Eintreten der Gamogonie unentbehrlich sei. Tatsächlich beobachtet man im Freien bei den vegetativ sich fortpflanzenden Tieren das regelmäßige Wiederkehren der geschlechtlichen Fortpflanzung, meist im Zusammenhang mit bestimmten Veränderungen der äußeren Bedingungen.

Etwas anders ist es bei der Parthenogenese. Wenn es gelungen ist, von gewöhnlichen Blattläusen der Gattung Aphis in Warmhäusern durch mehrere Jahre hindurch parthenogenetische Generationen zu erziehen, während normaler Weise jeden Herbst eine Generation mit Männchen und Weibchen auftritt, so ist damit ja noch nicht bewiesen, daß überhaupt keine Fortpflanzung durch befruchtete Eier einzutreten brauchte, sondern nur, daß sie nicht in so kurzen Zwischenräumen eintreten muß. Wenn aber bei so großen auffälligen und verhältnismäßig häufigen Tieren wie dem Krebs Apus und der Stabheuschrecke Bacillus rossii Fab. in kultivierten Gegenden es der Tätigkeit so vieler aufmerksamer Sammler, die ihr besonderes Augenmerk darauf richten, nur in ganz vereinzelten Fällen gelingt, ein Männchen zu finden, so ist das ein schwerwiegender Grund für die Annahme, daß bei ihnen die parthenogenetische Fortpflanzung für die Art völlig ausreicht. Aber es sind das nur ganz vereinzelte Fälle.

Wir können es daher als eine sehr allgemeine, ja fast ausnahmslose Erscheinung hinstellen, daß jene Fortpflanzungsweisen, bei denen keine Kopulation stattfindet, also die Agamogonie, die vegetative Fortpflanzung und die Parthenogenese für sich allein nicht genügen, das Fortleben einer Tierart sicher zu stellen, sondern daß zeitweise Gamogonie eintreten muß. Die Fortpflanzung mit Kopulation dagegen, die Gamogonie, ist bei vielen Metazoën die einzige Fortpflanzungsweise, sie bedarf nicht des Dazwischentretens einer der anderen. In ganzen Ordnungen, ja selbst Tierkreisen, kommt nur sie vor, so bei den Rippenquallen, manchen Würmern, den Armfüßlern, den Weichtieren und den Wirbeltieren. Es kann also kein Zweifel sein, daß ihr den übrigen gegenüber eine hervorragende Stellung zukommt.

Die kopulationslosen Fortpflanzungsarten sind aber andrerseits der Gamogonie in manchen Hinsichten überlegen, die wir im einzelnen oben schon genauer festgestellt haben. Allen gemeinsam ist, daß ein Individuum für sich allein zu ihrem Zustandekommen genügt; außerdem bewirken Agamogonie und Parthenogenese ein schnelleres Tempo der Vermehrung gegenüber der Gamogonie; die Knospung festsitzender Individuen führt zur

gründlichen Ausnutzung günstiger örtlicher Verhältnisse; durch die Teilung wird die Gamogonie insofern unterstützt, als die Zahl der aus einem Ei hervorgehenden Geschlechtsindividuen dadurch vermehrt wird. So kann, je nach der Lage der Verhältnisse, eine kopulationslose Fortpflanzung für die Art von Vorteil sein — aber sie muß zeitweise durch die Gamogonie abgelöst werden. Die Ablösung geschieht in der einfachsten Weise so, daß das gleiche Individuum, das sich durch irgendeine der kopulationslosen Fortpflanzungsweisen vermehrt hat, sich dann auch gamogenetisch fortpflanzt: so ist es z. B. bei den Moostierchen oder bei den verschiedenen Borstenwürmern des Süßwassers (Stylaria, Lumbriculus). Eine bestimmte Art, diese Einschaltung gamogenetischer Fortpflanzung zu bewerkstelligen, ist der Generationswechsel, und zwar ist hier im allgemeinen eine Arbeitsteilung eingetreten zwischen Individuen, die sich ohne Gamogenese und solchen, die sich gamogenetisch fortpflanzen; wenn eine der Generationen festsitzend oder doch weniger beweglich ist, die andere freibeweglich, so ist es im allgemeinen die letztere, die sich gamogenetisch vermehrt: so bei den Rand- und Schirmquallen, so bei Autolytus, so auch in gewissem Sinne bei Biorhiza aptera-terminalis Fab., indem hier wenigstens die Männchen dieser Generation geflügelt sind; denn die Gamogenese wird befördert durch das Zusammenkommen der verschiedenen Geschlechtsindividuen. —

B. Befruchtung und Vererbung.

Aus der Sonderstellung der Gamogenese folgt ohne weiteres eine außerordentlich hohe Bedeutung der Kopulation für die Fortpflanzung der Tiere. Die Kopulation besteht in der Vereinigung zweier Einzelzellen; bei vielzelligen Tieren ist sie also möglich in Gestalt der Kopulation der Geschlechtszellen, also nur am Beginn des Lebens eines Individuums. Da das Eintreten von Kopulation zunächst nur bei den Vielzelligen bekannt war, als Befruchtung der Eier durch Spermatozoën, so glaubt man, daß sie überhaupt mit Vermehrung und Entwicklung im engsten ursächlichen Zusammenhang stehe, man sah die wesentliche Bedeutung der „Befruchtung" in der Anregung zur Entwicklung. Das Bekanntwerden der Parthenogenese, wo die Entwicklung ja ohne Eintreten einer Kopulation stattfindet, zeigte zwar, daß die Entwicklung des Eies auch ohne Kopulation vor sich gehen könne — aber jene Anschauung war so festgewurzelt, daß mancher bedeutende Forscher direkt veranlaßt wurde, sich dem Vorhandensein der Parthenogenese gegenüber lange Zeit ungläubig zu verhalten, und mit welchem Widerstreben man sich der Wucht der dafür beigebrachten Beweise beugte, zeigt folgende Auslassung des Physiologen Rud. Wagner: „durch die Parthenogenesis ist leider eine der allerunbequemsten und der Hoffnung auf sogenannte allgemeine Gesetze der tierischen Lebenserscheinungen widerwärtigsten Tatsachen in die Physiologie eingeführt worden" — und... „kann ich mich eigentlich so wenig darüber freuen, als es bei einem Physiker der Fall sein würde, wenn plötzlich ein oder mehrere Ausnahmefälle vom Gravitationsgesetze entdeckt würden".

Inzwischen hat die Entdeckung und genaue Verfolgung der Kopulation bei den Einzelligen zu der Erkenntnis geführt, daß Kopulation und Fortpflanzung durchaus nicht in notwendigem Zusammenhange mit einander stehen. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß hier bei manchen Formen durch die Kopulation die Vermehrungsfähigkeit der Individuen unmittelbar gesteigert wird: die im Darm mancher Wirbellosen schmarotzenden Gregarinen zerfallen nach der mit Encystierung verbundenen Kopulation in zahlreiche

Teilstücke, deren jedes zu einem neuen Individuum auswächst. Aber bei vielen anderen ist gerade das Gegenteil der Fall: bei Volvox führt die Kopulation zur Entstehung einer sogenannten Dauerspore, eines Ruhestadiums, das erst nach längerer Zeit neue Kernteilungen beginnt; bei Actinophrys sol Ehrbg. hat die durch Kopulation entstandene Cyste ein ähnliches Schicksal. Bei den Wimperinfusorien währt es nach der Konjugation erst längere Zeit, bis es wieder zu Teilungen kommt, und deren Tempo ist langsamer als vorher. Das Beispiel von Trichosphaerium (S. 523 und Abb. 330) zeigt, daß nach den lebhaften Teilungen, die vor der Kopulation eintraten und zur Bildung von Gameten führten, nach der Kopulation das neue Individuum, die Zygote, erst längerer Zeit bedarf, um heranzuwachsen, ehe sie wieder zur Teilung schreiten kann. Wenn aber oben bei der Einteilung der Fortpflanzungsweisen von einer gamogenetischen Fortpflanzung bei Einzelligen gesprochen wurde, so geschah das der Übersichtlichkeit wegen; streng genommen, paßt das auf viele Fälle nicht; denn Kopulation und Fortpflanzung hängen hier nicht unmittelbar zusammen. Alles weist darauf hin, daß die Kopulation nicht ohne weiteres als Anregung zur Zellteilung aufgefaßt werden darf.

So muß also die große Bedeutung, die der Kopulation zweifellos zukommt, anderswo gesucht werden. Wir können aber bei unseren Betrachtungen nur dann zu einem ersprießlichen Ergebnis kommen, wenn wir zuvor die Vorgänge bei der Kopulation genau kennen lernen. Diese setzen andererseits eine Kenntnis der Erscheinungen voraus, die sich bei der indirekten, sogenannten mitotischen Zellteilung (vgl. oben S. 449) abspielen. So müssen wir hier etwas weiter ausholen und werden erst nach mancherlei Umwegen wieder auf die Frage nach der Bedeutung der Kopulation zurückkommen können.

1. Die mitotische Zellteilung.

Wenn eine Zelle sich zur mitotischen Teilung anschickt, so lassen sich die ersten Anzeichen dafür am Kern wahrnehmen. Das sogenannte Kerngerüst besteht aus zweierlei festeren Substanzen, einer, die am toten Kern der Färbung mit gewissen Farbstoffen widersteht, dem Achromatin, und einer zweiten, die sich leicht und kräftig färbt, dem Chromatin; die Lücken des Gerüstes sind von einer flüssigeren Masse, dem Kernsaft, erfüllt. Das Chromatin ist im Ruhezustand des Kernes gewöhnlich durch den ganzen Kernraum verteilt und sitzt in Form von Körnchen auf dem achromatischen Gerüstwerk. Dies Bild des ruhenden Kernes ändert sich bei den Vorbereitungen zur Teilung (Abb. 333). Das Chromatin zieht sich mehr und mehr zusammen zu einer bestimmten Anzahl von Chromatinportionen oder zu einem zusammenhängenden Faden, der sich dann in eine bestimmte Zahl von Stücken spaltet: es entstehen zunächst die sogenannten Knäuel, die anfangs dichter (*A*), später bei stärkerer Verdickung und Verkürzung der Fäden lockerer (*B*) erscheinen. Die Chromotinportionen bezeichnet man als Chromosomen; zuweilen kann man deutlich ihre Zusammensetzung aus einzelnen Chromatinkörnchen erkennen. Die Gestalt der Chromosomen wechselt sehr nach den Tierformen, und bei dem gleichen Tier wiederum nach den Zellarten und nach der Bedeutung der betreffenden Teilung; sie sind fadenförmig, schlingen- oder ringförmig, kurz und dick, ja selbst würfelig. Für die Kernteilung haben sie eine hervorragende Wichtigkeit, ja auf sie lassen sich fast alle einzelnen Vorgänge beziehen. Die Chromosomen ordnen sich nun in eine Ebene, die sogenannte Äquatorialebene, die zur Teilungsachse der Zelle senkrecht steht (*C*), und zeigen jetzt, oder zuweilen auch schon vorher, eine Längsspaltung in zwei Hälften, die durch eine Spaltung

der einzelnen Chromatinkörnchen zustande gekommen ist. Inzwischen ist mehr und mehr die Kernmembran geschwunden, und jetzt weichen die beiden Spalthälften jeden Chromosomas in entgegengesetzter Richtung auseinander (*D*). Es entstehen dadurch in der Zelle zwei Chromosomenhaufen (*E*); jeder von ihnen enthält genau so viel Chromosomen, als im ursprünglichen Kern bei Beginn der Teilung aufgetreten sind, und, können wir vielleicht sagen, jedes Chromosoma besteht aus genau so viel Chromatinkörnchen wie das entsprechende Chromosoma des Mutterkerns, aus dem es hervorgegangen ist. Jeder Chromosomenhaufen bildet sich zu einem Kern um und umgibt sich mit einer Kernmembran (*F*), wobei in umgekehrter Reihenfolge die gleichen Erscheinungen auftreten, wie wir sie bei der Umbildung des Mutterkerns in einen Chromosomenhaufen kennen lernten. Schon ehe die Tochterkerne vollständig neu gebildet sind, kommt es auch zu einer

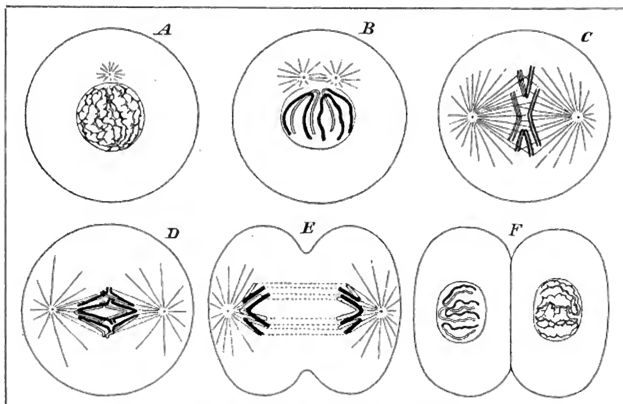


Abb. 333. Schema der mitotischen Zellteilung.

Teilung der Zelle: diese wird meist im Äquator durch eine Ringfurche eingeschnürt, die immer tiefer einschneidet, bis die beiden Zellhälften vollkommen voneinander getrennt sind.

Während sich diese Erscheinungen am Chromatin abspielen, treten auch an der achromatischen Substanz des Kernes und am Protoplasma des Zellkörpers gewisse Veränderungen auf. Nahe der Kernmembran liegt im Protoplasma ein Körperchen, das gewöhnlich von einem Hof homogener Substanz umgeben ist, das Zentralkörperchen oder Zentrosoma. Dieses teilt sich, während die ersten Umordnungen des Chromatins im Kern vor sich gehen; die beiden Teilhälften weichen auseinander (*B*) und bleiben dabei durch ein Bündel feiner Fäden verbunden, das wegen seiner späteren Lage Zentralspindel genannt wird; von jedem der beiden Tochter-Zentralkörperchen strahlen außerdem nach allen Seiten zahlreiche Fäden aus, die sogenannte Polstrahlung bildend. Die Zentralkörperchen entfernen sich voneinander, bis sie an den entgegengesetzten Seiten des Kernes angekommen sind (*C*). Inzwischen ist die Kernmembran geschwunden, die Zentralspindel hat sich genau in die Verbindungslinie der beiden Zentralkörperchen eingestellt und steht senkrecht zur

Äquatorialebene; von jedem Zentralkörperchen aus heften sich jetzt Fäden, die Spindelfasern, an die ihm zugewandte Spalthälfte eines Chromosomas. Während die Chromosomen nun auseinander weichen, sieht man auch zwischen den zwei zusammengehörigen Spalthälften Fäden verlaufen (*E*). Die Gesamtheit dieser Gebilde: Zentralkörper, Spindelfasern, Strahlungen, Verbindungsfasern wird als achromatische Figur zusammengefaßt.

Im einzelnen treten eine ungeheuere Menge von Verschiedenheiten bei der Teilung verschiedener Arten von Kernen auf. Fast jede Einzelheit kann variieren: die Gestalt der Chromosomen wechselt, die Teilung des Zentralkörperchens kann früher oder später erfolgen, die Form der achromatischen Figur kann verschieden sein. Den größten Abweichungen aber begegnen wir bei den Kernteilungen der Einzelligen (Abb. 334). Da gerade diese für das Verständnis des Vorganges von großem Werte sind, so müssen wir ihnen einige Aufmerksamkeit schenken.

Im einfachsten Falle (*A*) sehen wir gar keine Umordnungen der chromatischen Substanz der Teilung vorausgehen und eine achromatische Figur fehlt ganz. Die Kernmembran bleibt während des ganzen Vorganges bestehen. Der Kern verlängert sich und schnürt sich in der Mitte biskuitförmig ein, wahrscheinlich infolge von Vorgängen in seiner achromatischen Substanz, und indem diese Einschnürung sich mehr und mehr verengt und schließlich durchreißt, kommt es zur Bildung zweier Teilstücke, der Tochterkerne. Die Teilung des Zelleibs geschieht mittels Durchschnürung. So spielt sich die Teilung z. B. bei Amoeba crystalligera Grbr. ab.

In anderen Fällen, vor allem häufig bei den Infusorien (Abb. 334 B), geht der Teilung des Kernes eine Längsfaserung des Kerngerüstes voraus; die Längsfasern werden deutlich auf Kosten der quergerichteten Fasern, und das Chromatin ordnet sich in Längsfäden an. Der Kern streckt sich mehr und mehr; an seinen beiden Polen können besondere, in ihrem richtenden Einfluß den Zentralkörperchen vergleichbare Platten auftreten, die durch Teilung einer innerhalb des Kernes gelegenen Masse und Auseinanderrücken der Teilstücke entstanden sind. Die Kernmembran bleibt auch hier während des ganzen Vorganges erhalten. Die chromatischen Längsfäden teilen sich in der Mitte, der Quere nach, und rücken gegen die Pole vor, wobei sich der Kern in der Mitte streckt und verschmälert; schließlich tritt auch hier eine Zerschnürung in zwei Stücke ein, die sich zu Tochterkernen umbilden. So geschieht z. B. die Kernteilung bei Paramaecium, dem Pantoffeltierchen.

In diesen beiden Beispielen sind die Vorgänge bei der Kernteilung auf den Kern beschränkt. Bei manchen Protozoën aber treten außerhalb des Kernes ähnliche Bildungen auf wie bei den Metazoën (Abb. 334 C): ein Zentralkörperchen im Zellplasma teilt sich und die Teilstücke rücken nach entgegengesetzten Polen unter Bildung von Spindelfasern und Andeutung von Polstrahlungen Im Kern ordnen sich die Chromatinportionen in die Äquatorialebene, jede teilt sich und die Teilstücke rücken in der Richtung der von den Zentralkörpern ausgehenden Fasern nach entgegengesetzten Polen. Der Kern streckt sich dabei in die Länge und zerschnürt sich; die Kernmembran aber bleibt während des ganzen Vorganges erhalten. Der Kernteilung folgt die Zerschnürung des Zellkörpers. Das ist die Art der Zellteilung, die wir z. B. bei dem Sonnentierchen Actinosphaerium während der zweiten Reifungsteilung treffen.

Und schließlich finden wir bei einem anderen Sonnentierchen, Acanthocystis, eine Kernteilung (Abb. 334 D), die ganz in der oben für die Metazoën geschilderten Weise verläuft, also unter Auftreten der gleichen achromatischen Figur und Schwinden der Kern-

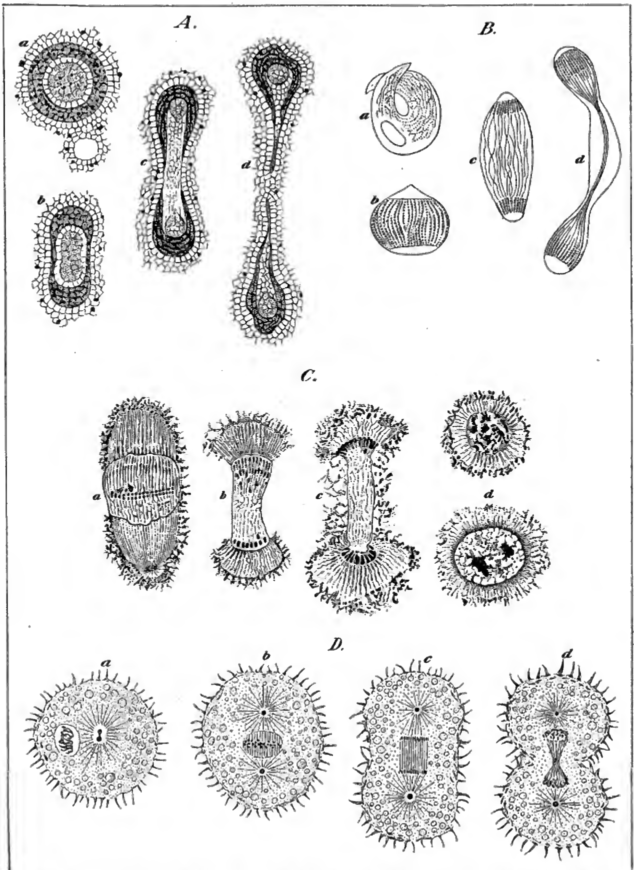


Abb. 334. Kernteilungen bei Einzelligen: *A* bei Amoeba crystalligera Grbr., *B* bei Paramaecium, *C* bei Actinosphaerium; *D* Zellteilung bei Acanthocystis. *A* und *D* nach Schaudinn. *B* und *C* nach R. Hertwig.

membran während der Teilung. Hier sind also eine Anzahl von Zwischengliedern aufgeführt, die zwischen der Mitose der Metazoënzellen oder der viel einfacheren Kerndurchschnürung, wie sie bei Amoeba crystalligera Grbr. stattfindet, eine vermittelnde

Stellung einnehmen; zwischen den herausgegriffenen Beispielen gibt es noch mancherlei Übergänge.

Wenn wir nun nach dem Mechanismus der Zellteilung fragen, so erscheint der natürlich in den Fällen der Kerndurchschnürung und dem Beispiel von Paramaecium am einfachsten: es scheinen Wachstumsvorgänge in der achromatischen Substanz zu sein, die die beiden Kernhälften auseinander schieben, und zwar Längenwachstum der Längsfasern auf Kosten der querverlaufenden Fasern des Kerngerüstes. Solche Vorgänge dürften es auch sein, die das Auseinanderrücken der Hälften des Zentralkörperchens bei den Teilungen der Metazoënzellen bewirken: sie führen hier zur Bildung der Zentralspindel; auch die zwischen den sich trennenden Spalthälften der Chromosomen ausgespannten Fasern scheinen ebenso zu wirken und schieben durch ihr Längenwachstum die Tochter-Chromosomen auseinander. Wenn sich nun das Protoplasma des Zelleibs an der Kernteilung beteiligt, wie bei Actinosphaerium, Acanthocystis und den Metazoën, tritt ein neues Moment hinzu: die von den Zentralkörperchen ausgehenden Strahlungsfiguren. Wenn diese Strahlungen mehr sind als bloße Leitstränge, an denen entlang die Chromosomen gegen den Zentralkörper zu gleiten, so kann man sich ihre Wirkungsweise nur so denken, daß sich die Fäden verkürzen und damit die Chromosomen heranziehen. Es ist auch in manchen Fällen direkt beobachtet, daß eine Verdickung dieser Fäden beim Auseinanderweichen der Tochter-Chromosomen sichtbar wird. Vielfach scheint aber auch bei den Metazoënzellen das Stemmen der Verbindungsfasern noch eine große Rolle zu spielen.

Aus dem Vergleich der Kernteilungsvorgänge bei den Protozoën und Metazoën geht ferner hervor, daß die achromatische Teilungsfigur, wenigstens soweit sie im Protoplasma des Zelleibs liegt, für den Vorgang insofern nicht wesentlich ist, als er in manchen Fällen auch ohne sie zustande kommt. Als das Wesentliche muß durchaus die Verteilung des Chromatins auf die Tochterkerne bezeichnet werden. Dadurch, daß die Chromosomen und ihre einzelnen Bestandteile sich genau zweiteilen, bekommen die Tochterzellen nicht nur genau gleich viel Chromatin, sondern, wenn wir Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Chromatinteilen annehmen, — und es wird sich zeigen, daß wir das müssen — auch Chromatin von möglichst genau der gleichen Beschaffenheit. Der ganze Mechanismus mit seinen schließlich recht komplizierten Einrichtungen scheint geradezu für den „Zweck“ eingerichtet, das Chromatin gleichmäßig zu verteilen.

Die Gleichmäßigkeit der Chromosomenverteilung auf Kerne gleicher Abstammung findet ihre auffälligste Äußerung darin, daß bei der gleichen Tierart alle Zellen, wenn sie sich zur Teilung anschicken, die gleiche Anzahl von Chromosomen aus dem Kerngerüst bilden, gleichgültig, ob die Kerne groß oder klein sind; nicht die Chromatinmenge, sondern die Artzugehörigkeit ist für die Chromosomenzahl bestimmend. Dabei sind bei verwandten Tierarten die Zahlen nicht etwa notwendig gleich oder doch nahestehend, sondern oft recht verschieden, während sie sich bei einander ferner stehenden gleichen können. So sind bei einem kleinen Ringelwurm (Ophryotrocha) 4, bei einem Strudelwurm des Süßwassers (Dendrocoelum) 8, bei einem Süßwasserschwamm (Euspongilla) 12 Chromosomen vorhanden; 14 Chromosomen finden sich bei einer Anzahl Copepoden (Cyclops fuscus Jur., albidus Jur., leuckarti Claus); bei der Wegschnecke (Limax), dem Kolbenwasserkäfer (Hydrophilus), wahrscheinlich auch bei der Ratte sind es 16; 18 finden sich bei einem Seeigel (Echinus), und 20 hat eine Ameise (Lasius); 22 zeigt Cyclops strenuus Fisch. Sehr häufig ist die Zahl 24, die bei der Weinbergschnecke, beim Ohrwurm, beim Feuersalamander und beim Menschen gefunden ist; 28 hat der Kohlweißling, 32 die Maus

und 168 das Salzkrebschen (Artemia salina Leach). Es sei schon hier darauf hingewiesen, daß diese Zahlen durchweg gerade sind; wir werden später die Erklärung dafür bekommen.

Diese Konstanz der Chromosomenzahl beruht darauf, daß sich bei der Vorbereitung zur Kernteilung in einem Kern jedesmal wieder so viele Chromosomen ausbilden, als beim Übergang ins Ruhestadium nach der letzten Teilung in ihn eingegangen waren. Es sind einfache morphologische Verhältnisse, die das bedingen, nicht aber solche der chemischen oder molekularen Struktur; es ist nicht etwa damit zu vergleichen, daß aus einer Mutterlauge stets vierseitige, aus einer anderen stets sechsseitige Pyramiden herauskristallisieren. Das zeigt sich deutlich in abnormen Fällen, wo mehr Chromosomen in den Kern eingehen, als für die betreffende Tierart charakteristisch ist. Beim Pferde-Spulwurm (Ascaris megalocephala Cloq.) z. B. können sich Riesenembryonen entwickeln, die durch Verschmelzung zweier Eier und ihrer Kerne entstehen; die Furchungszellen haben dann, anstatt wie gewöhnlich vier Chromosomen, deren acht im Kern, da sich die Chromosomen der beiden Eier addiert haben. Ähnliche Unregelmäßigkeiten kommen noch öfter vor. Sie beweisen, daß die Zahl der Chromosomen davon abhängt, wie viele von ihnen in das Kerngerüst des ruhenden Kernes umgebildet wurden.

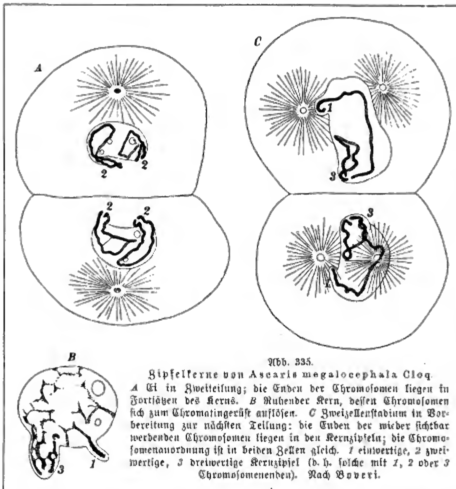


Abb. 335.
Zipfelkerne von Ascaris megalocephala Cloq.
A Ei in Zweiteilung; die Enden der Chromosomen liegen in Fortsätzen des Kerns. *B* Ruhender Kern, dessen Chromosomen sich zum Chromatingerüst auflösen. *C* Zweizellenstadium in Vorbereitung zur nächsten Teilung: die Enden der wieder sichtbar werdenden Chromosomen liegen in den Kernzipfeln; die Chromosomenanordnung ist in beiden Zellen gleich. *1* einwertige, *2* zweiwertige, *3* dreiwertige Kernzipfel (d. h. solche mit *1*, *2* oder *3* Chromosomenenden). Nach Boveri.

Die einleuchtendste Erklärung für diese Tatsachen bietet die Annahme, daß die Chromosomen Einzelgebilde sind, die eine selbständige Existenz führen und als Individuen bezeichnet werden können. Sie werden uns in ihrer Individualität nur deutlich zur Zeit der Mitose. Während des Ruhezustands des Kernes sind sie nicht als gesonderte Gebilde erkennbar; aber sie verlieren ihre Individualität nur scheinbar. Die Theorie erhält eine starke Stütze dadurch, daß an manchen Kernen deutliche Anzeichen dafür vorhanden sind, daß jeder Kernbezirk, der aus einem Chromosoma entstanden ist, sich auch wieder zu einem solchen zusammenzieht. In den Eiern von Ascaris megalocephala Cloq. finden sich Kerne, die nicht einfach eine runde oder ovale Gestalt haben (Abb. 335); sie sind in eine Anzahl von Zipfeln ausgezogen, und diese entstehen dadurch, daß die Enden der Chromosomen beim Übergang zum Ruhestand über die übrige Kernmasse hinaus-

ragen. Es ist leicht zu beobachten, daß bei erneuter Vorbereitung eines solchen Kerns zur Teilung stets wieder Chromosomenenden in diese Zipfel zu liegen kommen. Wenn ferner in den Tochterzellen des Eies sich die Kerne zu erneuter Teilung vorbereiten, zeigen in beiden die Chromosomen im allgemeinen die gleichen Lageverhältnisse (Abb. 335 C), wie das ja vor dem Eingehen in den Ruhezustand gemäß dem Teilungsmechanismus der Fall sein mußte. Auch kann man beim Feuersalamander z. B. beobachten, daß die schleifenförmigen Chromosomen bei ihrer Rekonstruktion aus dem Kerngerüst gleich von Anfang an mit ihren Umbiegungsstellen gegen das Zentralkörperchen gerichtet sind wie vor dem Übergang zum ruhenden Kern. Nicht selten kommt es auch vor, daß zwischen den Chromosomen eines Kernes merkliche Größenverschiedenheiten vorhanden sind, die in allen Kernen gleicher Art in derselben Weise wiederkehren; besonders auffällig ist das bei den Samenbildungszellen (Abb. 336) einer amerikanischen Heuschrecke (Brachystola magna). So hat dann die Theorie von der Individualität der Chromosomen eine außerordentliche Wahrscheinlichkeit für sich, die noch vermehrt wird durch ihre erklärende Kraft, die wir noch öfters erproben werden.

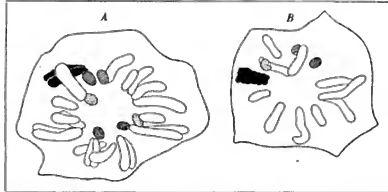


Abb. 336. *A* Äquatorialplatte einer Spermatogonie der Heuschrecke Brachystola, vom Pol aus gesehen. *B* Reduzierte Chromosomengruppe in der Spermatocyte II. Ordnung desselben Tiers. In *A* sind 2 Chromosomen von jeder Größe, in *B* jedesmal nur eines (und dazu das schwarz gezeichnete Heterochromosom) vorhanden. Nach Sutton.

Neben der Mitose gibt es bei den Metazoën auch Fälle sogenannter direkter oder amitotischen Kernteilung, wo sich der Kern ohne Umordnung des Chromatins und ohne Auftreten einer achromatischen Figur durch einfache Zerschnürung teilt. Die Zahl dieser Fälle ist verhältnismäßig klein. Vor allem aber ist auffällig, daß auf diese Weise fast allgemein nur solche Zellen gebildet werden, die infolge besonderer Spezialisierung eine sehr intensive Assimilation, Sekretion oder Exkretion besorgen und dann dem Untergange geweiht sind: so in den Embryonalhüllen der Skorpione und in dem Mutterkuchen der Säuger oder die Hüllzellen der Eier und Nährzellen in den Insekteneierstöcken oder die sogenannten Dotterzellen bei der Entwicklung des Knochenfischeies. Alle diese Zellen oder ihre nächsten Nachkommen gehen bald zugrunde. Bei den weißen Blutkörperchen der Wirbeltiere finden wir beiderlei Teilungen, mitotische und amitotische, und es herrscht deutlich an den Entstehungszentren die mitotische Teilung vor, so daß man wohl annehmen darf, daß die amitotisch entstandenen nicht mehr lange fähig sind, sich zu vermehren, sondern dem Untergange verfallen sind. Dagegen sind die ungeheuer zahlreichen Kernteilungsvorgänge bei allen Entwicklungsprozessen, insonderheit bei der Entwicklung eines Embyro aus dem Ei, stets nur Mitosen, nie kommen hier Amitosen vor.

Es ist nicht richtig, diese amitotische Teilung von Zellen mit hochdifferenziertem Chromatin zusammenzustellen mit der Kerndurchschnürung bei den Amoeben. Sie ist sekundären Ursprungs; wir dürfen sie entstanden denken durch das Mißverhältnis zwischen einem kleinen Kern und reichlichem Protoplasma, und ursprünglich dazu bestimmt, eine Vergrößerung der Oberfläche des Kernes zu bewirken, ähnlich wie die Verästelung oder Durchlöcherung von Kernen, die oft in Zellen mit amitotischer Kernteilung vorkommen; daher ist sie auch häufig nicht von einer Teilung des Zelleibes begleitet. Gerade der

degenerative Charakter der amitotischen Kernteilung zeigt wiederum, von wie großer Wichtigkeit für das Leben der Zelle die durch die Mitose bewirkte gleichmäßige Verteilung des Chromatins auf die Tochterkerne ist.

2. Samen- und Eientwicklung (Spermatogenese und Oogenese).

Wiederholte mitotische Zellteilungen sind es auch, durch die sich Spermatozoën und Eier bei den vielzelligen Tieren entwickeln. Beide stammen von den sogenannten Urgeschlechtszellen ab, die sich oft schon sehr früh in der Entwicklung des Embryos von den Körperzellen unterscheiden lassen; sie sind in der Ein- oder Zweizahl vorhanden; einen geschlechtlichen Unterschied kann man in dieser frühen Zeit an ihnen noch nicht wahrnehmen.

Beim männlichen Geschlecht gehen durch vielfach wiederholte Teilungen die Urgeschlechtszellen in die sogenannten Spermatogonien über. Nach einer Zeit lebhafter

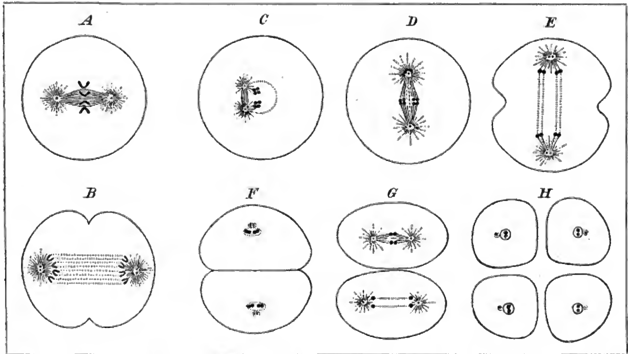


Abb. 337. Schema der Samenentwicklung von einem Tier mit 4 Chromosomen in den Körperzellen. *A* und *B* Teilung einer Spermatogonie, *C—H* die beiden Teilungen, durch die aus der Spermatocyte die 4 Samenzellen entstehen.

Vermehrung (Abb. 337 A u. B) tritt dann eine Pause ein, während deren diese Zellen wachsen; die ausgewachsene Spermatogonie heißt Spermatocyte. Dann folgt durch zwei rasch aufeinanderfolgende Teilungen (C—H) die Umbildung der Spermatocyte in vier Samenzellen; die Spermatocyte ist also gleichsam die Großmutterzelle der Samenzellen. Jene beiden letzten Teilungen unterscheiden sich von anderen Mitosen schon äußerlich durch eine leicht wahrnehmbare Eigentümlichkeit: während sonst nach jeder Teilung in den Tochterkernen wieder ein Kerngerüst gebildet wird, und sie in den Ruhestand übergehen, bildet sich hier die Teilungsfigur der zweiten Teilung unmittelbar aus derjenigen der ersten heraus (F, G). Aus der Samenzelle (Spermatide) geht durch einfache Umbildung das Spermatozoon hervor. Der Kern streckt sich, verliert seinen Kernsaft, bildet dadurch eine kompakte Masse und wird zum Kopf des Spermatozoons. Der Zentralkörper teilt sich: aus einem Teil entsteht das Mittelstück oder doch ein Teil desselben, das andere Stück liefert den Achsenfaden des Schwanzes. Das Protoplasma der Spermatide endlich zieht sich über diesen Achsenfaden und bildet dessen Hülle.

Die Entwicklung des Eies, die Oogenese, geht der des Spermatozoons, der Spermatogenese, in vieler Beziehung vollkommen parallel. Die Urgeschlechtszellen teilen sich in zahlreiche Oogonien, und am Ende der Teilungsperiode tritt jede Oogonie in eine Wachtumszeit ein. Das Wachtum, wodurch die Oogonien zu Oocyten werden, spielt hier eine viel bedeutendere Rolle als bei den Spermatogonien; denn auch kleine Eier sind schon sehr große Zellen; die Oogonien dagegen besitzen keine besonders auffallende Größe, sie wachsen daher stets auf das Vielfache ihrer ursprünglichen Masse heran, oft auf das Vieltausendfache. Wie dies geschieht, oft auf Kosten ursprünglich gleichberechtigter Zellen, wurde schon oben auseinandergesetzt. Die zur Oocyte herangewachsene Zelle ist der fertigen Eizelle äußerlich schon sehr ähnlich. Ehe sie aber reif ist, muß sie noch zwei Teilungen durchmachen (Abb. 338), die mit den beiden Teilungen der Spermatocyte darin völlig übereinstimmen, daß sie schnell aufeinander folgen, ohne daß der Ruhezustand des Kernes

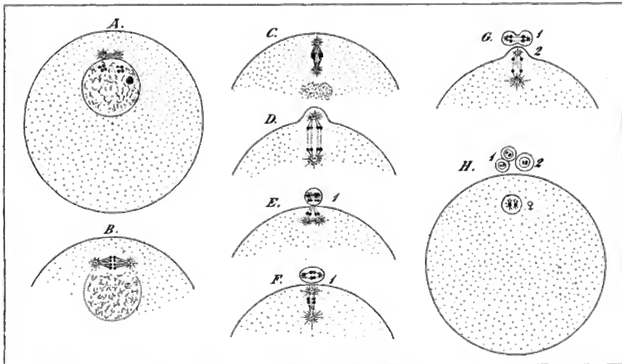


Abb. 338. Schema der Reifungsteilungen des Eies von einem Tier mit 4 Chromosomen in den Körperzellen. 1 Erste Polzelle bzw. ihre Tochterzellen, 2 zweite Polzelle, ♀ Eikern.

zwischen ihnen eintritt. Aber sie unterscheiden sich von ihnen dadurch, daß die vier aus den zwei Teilungen hervorgehenden Tochterzellen nicht gleich sind: drei davon sind nämlich außerordentlich klein, man bezeichnet sie als Polzellen (früher infolge einer falschen Deutung „Richtungskörper" benannt); die vierte, das reife Ei, übernimmt von der Oocyte die Hauptmasse des Zelleibes. Wenn wir hiermit das Ergebnis der ähnlich charakterisierten Vierteilung bei der Spermatocyte vergleichen, so wird uns die Bedeutung dieser Polzellen klar (vgl. das Schema Abb. 339): die vier Tochterzellen der Oocyte sind ursprünglich gleichberechtigt, wie es die der Spermatocyte noch sind; aber drei dieser Schwesterzellen werden enterbt zugunsten der vierten, wie das in der Oogenese ja auch schon beim Wachstum der Oocyte oft vorkommt. Die Polzellen sind also degenerierte Eier und gehen zugrunde. Damit wird der Eizelle eine möglichst große Masse von Material erhalten, und dies spielt für die weitere Entwicklung eine große Rolle.

Die Polzellenbildung wird gewöhnlich als Reifung des Eies bezeichnet, die beiden letzten Teilungen als Reifungs- oder auch Richtungsteilungen. Sie können entweder

schon vor der Ablage der Eies stattfinden oder erst nach derselben, ja häufig erst während des Eindringens des Spermatozoons.

Die beiden Teilungen, die zur Bildung der Samenzellen führen, und die Reifungsteilungen des Eies stimmen noch in wichtigen Eigentümlichkeiten überein, die ihnen eine Sonderstellung gegenüber sonstigen Mitosen anweisen und zugleich ihre strenge Vergleichbarkeit untereinander über allen Zweifel erheben. Während sonst bei allen Mitosen die Chromosomenzahl der Tierart erhalten bleibt, sind hier nach der zweiten Teilung in den reifen Geschlechtszellen nur halb so viel Chromosomen vorhanden als in den Spermatogonien oder Oogonien oder in den Körperzellen der betreffenden Tierart. Die Chromosomenzahl ist reduziert, und die Teilungen, durch die das zustande kommt, heißen Reduktionsteilungen.

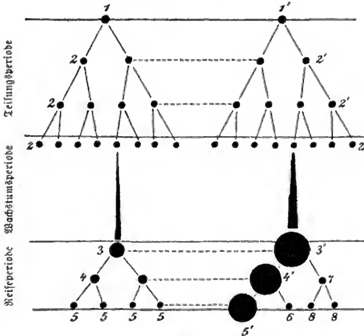


Abb. 339.
Schema zur Vergleichung von Samen- und Eientwicklung.
1 und 1' Urgeschlechtszellen, 2 Spermatogonien, 2' Oogonien, 3 Spermatocyte 1. Ordnung, 3' Oocyte 1. Ordnung, 4 Spermatocyte 2. Ordnung, 4' Oocyte 2. Ordnung, 5 Samenzellen, 5' reife Eizelle, 6 zweite Polzelle, 7 erste Polzelle, 8 deren Tochterzellen. Die Zahl der Zellgenerationen in der Teilungsperiode ist viel zu gering angegeben; von den Spermatogonien und Oogonien ist jedesmal nur eine in ihrem weiteren Schicksal verfolgt. Nach Boveri.

Wenn der Kern der Spermatocyte oder Oocyte sich zur ersten Reifungsteilung vorbereitet, erscheinen in ihm nicht die gewöhnlichen Chromosomen, sondern vierteilige Chromatinportionen von der halben Normalzahl (vgl. Abb. 337 A mit C); man nennt sie Vierergruppen oder Tetraden. Diese sind in der Weise entstanden, daß je zwei Chromosomen zu einem verklebt sind und zugleich die Chromosomenspaltung, die wir von der Kernteilung kennen, bei ihnen eingetreten ist: die Vereinigungsebene, die man oft als Lücke erkennen kann, steht senkrecht zur Spaltebene. Durch die erste der beiden in Rede stehenden Teilungen wird jede der Vierergruppen in zwei Zweiergruppen, durch die zweite jede Zweiergruppe in zwei Einzelchromosomen zerlegt. Somit sind jedesmal in den vier Endzellen — also den Spermatiden bzw. der reifen Eizelle und den drei Polzellen — nur die halbe Zahl einfacher Chromosomen vorhanden.

Je nachdem die Vierergruppen zuerst in der Vereinigungsebene oder in der Spaltebene der sie bildenden Chromosomen auseinandergezogen werden, findet die Chromatinreduktion schon bei der ersten oder erst bei der zweiten Reifungsteilung statt; das scheint bei verschiedenen Tierarten ungleich zu sein.

Diese Reduktion, die so sehr der Regel von der Konstanz der Chromosomenzahl zu widersprechen scheint, ist es gerade, die jene Konstanz sichert, wie uns die Betrachtung des Befruchtungsvorganges sofort zeigen wird; denn bei der Befruchtung vereinigen sich Ei- und Samenkern, und ihre Chromosomen addieren sich, so daß das befruchtete Ei und jede der von ihm abstammenden Zellen noch einmal so viel Chromosomen enthält als Ei und Spermatozoon für sich, also wieder die für die Tierart normale Zahl.

3. Die Befruchtung des Metazoëneies und die Kopulation bei den Protozoën.

Die Befruchtung des Metazoëneies besteht äußerlich in dem Eindringen eines Spermatozoons in dasselbe. Man kann das bei manchen Tieren direkt unter dem Mikroskop beobachten. Wenn man z. B. Eier und Samenfäden eines Seeigels in einem Uhrschälchen mit Seewasser zusammenbringt, so sieht man, wie eine Anzahl von Samenfäden ein Ei umschwärmen und unter vorwärtstreibenden Bewegungen ihres Schwanzes in dasselbe einzudringen versuchen. Sobald es einem gelungen ist, die gallertige Eihülle zu durchbohren, wölbt sich ihm vom Ei aus das Protoplasma entgegen; Kopf und Mittelstück dringen in das Protoplasma ein, der Schwanz wird abgeschnürt. Sobald ein

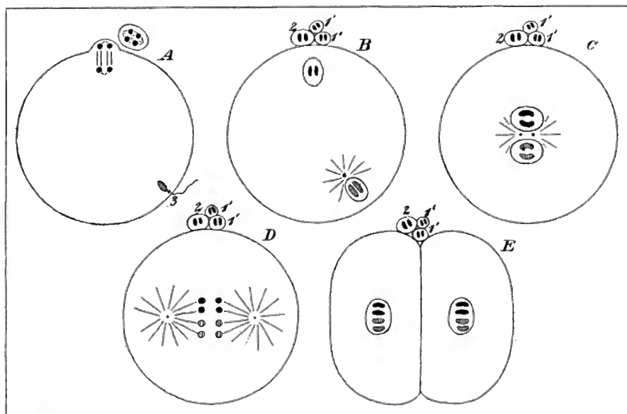


Abb. 340. Schema der Befruchtung von einem Tier mit 4 Chromosomen in den Körperzellen. Die Chromosomen des Eikerns sind schwarz, die des Samenkerns schraffiert. *1* erste Polzelle und *1'* ihre Tochterzellen, *2* zweite Polzelle, *3* Spermatozoon.

Samenfaden eingedrungen ist, scheidet das Ei eine Hülle ab, die das Eindringen weiterer Samenfäden unmöglich macht. In ähnlicher, aber in den Einzelheiten vielfach abgeänderter Weise spielt sich der Vorgang auch bei anderen Tieren ab.

Sobald das Spermatozoon in das Ei gelangt ist, bilden sich seine Teile derart um (Abb. 340 A u. B), daß man ihren Wert als Zellorgane wieder erkennt: der Kopf schwillt unter Aufnahme von Flüssigkeit zu einem deutlichen Kern an, mit ruhendem Kerngerüst, oft von der Größe des Eikerns; das Mittelstück zeigt seine Eigenschaft als Zentralkörper, indem es sich mit einer Strahlung umgibt. Beim Eindringen des Spermatozoons kam das Mittelstück gegen die Peripherie des Eies zu liegen; jetzt aber zeigt es sich aktiv, bewegt sich — wohl unter Beteiligung der Strahlen — gegen die Mitte des Eies und zieht den Samenkern hinter sich drein auf den Eikern zu; dort angelangt, teilt es sich, und die beiden Teilstücke weichen auseinander (C) wie bei der mitotischen Teilung.

Ei- und Samenkern können nun vor Eintritt der Teilung verschmelzen. Bei manchen Tieren aber bleiben sie gesondert; jeder von ihnen bereitet sich, unter Deutlichwerden der Chromosomen, zur Teilung vor; die Chromosomen spalten sich im Ei- wie Samenkern der Länge nach; die Spindelstrahlen von beiden Tochterzentralkörpern verbinden sich mit den Chromosomen, und bei dem jetzt eintretenden Auseinanderrücken wird nach jeder Seite eine Spalthälfte sowohl der väterlichen wie der mütterlichen Chromosomen gezogen (D). In jedem der beiden Tochterkerne, die so entstehen, ist also die Hälfte der Chromosomen väterlichen, die andere Hälfte mütterlichen Ursprungs (E), und damit ebenso in allen durch weitere Mitosen entstehenden Kernen des aus dem befruchteten Ei hervorgehenden Tieres. Ja, man kann sogar in manchen Fällen, z. B. bei unserem Süßwasserkrebschen Cyclops, sehr lange in den Teilungsfiguren die väterlichen und mütterlichen Chromosomen als zwei gesonderte Gruppen erkennen. Daß sich diese Trennung der beiden Chromosomengruppen durch viele Zellgenerationen hindurch erhält, spricht wieder sehr entschieden zugunsten der Theorie von der Individualität der Chromosomen.

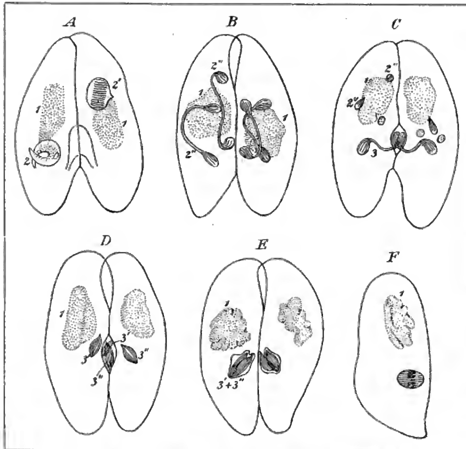


Abb. 341. Konjugation bei Paramaecium.
1 Stoffwechselkern, 2 Geschlechtskern, der sich bei 2' teilt; seine Hälften teilen sich nochmals 2''. Von diesen vier Teilstücken gehen drei zugrunde; das vierte 3 (in C) teilt sich wieder, und von seinen Teilstücken wandert das eine jedesmal in das konjugierte Individuum und verschmilzt mit dem dort gebliebenen Teilstück; dieser kopulierte Kern (3' + 3'') bereitet sich in F zu einer neuen Teilung vor, aus der der Stoffwechsel- und der Geschlechtskern hervorgehen, während der alte Stoffwechselkern (1) zerfällt. Nach R. Hertwig und Maupas.

Dadurch, daß die Chromosomenzahl der Körperzellen durch Addition von in der Regel gleich vielen väterlichen und mütterlichen Chromosomen in der befruchteten Eizelle zustande kommt, erklärt sich ohne weiteres die oben betonte bemerkenswerte Tatsache, daß die Zahl der Chromosomen in den Körperzellen der Tiere in der Regel eine gerade ist.

Ganz ähnliche Vorgänge, wie sie von den Metazoën geschildert wurden, spielen sich auch bei der Kopulation der Protozoën ab. Oben wurde schon die isogame Kopulation von Actinophrys sol Ehrbg. in den Grundzügen geschildert. Hier sei nur darauf hingewiesen, daß der Vereinigung der beiden Individuen zwei Zellteilungen in jedem vorausgehen. Bei diesen Teilungen trennt jedes Individuum, gerade wie das Ei bei den Reifungsteilungen, zwei kleine Teilstücke von sich, und diese gehen zugrunde, ohne irgend welche physiologische Bedeutung zu erlangen. Wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir die

Teilungen als Reduktionsteilungen betrachten; die Reduktion der Chromosomenzahl konnte freilich, bei der außerordentlichen Kleinheit der Objekte, noch nicht nachgewiesen werden. Die so „gereiften" Isogameten vereinigen sich dann zur Zygote, indem die Plasmakörper und die Kerne miteinander verschmelzen. Die Teilung der Zygote läßt freilich länger auf sich warten als die Teilung des befruchteten Eies.

Äußerlich ganz andre Verhältnisse finden wir bei den Wimperinfusorien; aber um so mehr überraschen sie durch die grundsätzliche Ähnlichkeit der Vorgänge mit denen bei der Spermato- und Oogenese der Vielzelligen. Als Beispiel diene Paramaecium, das Pantoffeltierchen (Abb. 341). Wie bei den Wimperinfusorien im allgemeinen finden wir hier zweierlei Kerne, einen Großkern, den aktiven oder Stoffwechselkern (1), und einen Kleinkern, den unverbrauchten oder Geschlechtskern (2). Die Konjugation bereitet sich in der Weise vor, daß die Tiere paarweise dicht nebeneinander herschwimmen und miteinander verkleben (A). Der Kleinkern teilt sich jetzt zweimal nacheinander ohne Teilung der Zelle (B), und von diesen vier Teilstücken gehen drei sofort oder in Vorbereitung zu einer weiteren Teilung zugrunde (C). Wir können sie mit den Polzellen der Metazoëneier vergleichen, um so mehr, als wenigstens in einem Fall (bei Didinium nasutum St. durch Prandtl) eine Chromosomenverminderung von 16 auf 8 durch die zweite dieser Teilungen nachgewiesen ist. Das vierte Teilstück aber teilt sich wiederum in zwei (C), deren eines wir entsprechend seinem weiteren Schicksale als stationären Kern, das andere als Wanderkern bezeichnen. Den Wanderkern deuteten wir schon oben (S. 452) als Mikrogameten, den stationären Kern mit dem Körper des Infusors als Makrogameten.

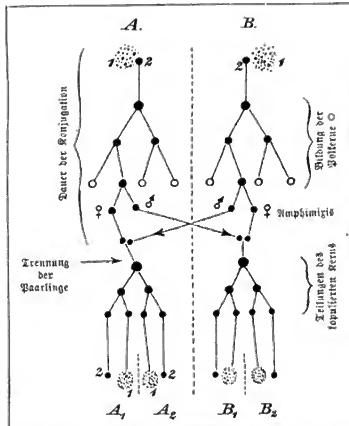


Abb. 342. Diagramm der Konjugation bei Colpidium. 1 Stoffwechselkern, 2 Geschlechtskern, ♀ stationärer Kern, ↗ Wanderkern. Die gestrichelten Linien bedeuten die Trennung der Individuen. Abgeändert nach Maupas.

Um diese Zeit verschmelzen die bisher nur verklebten Tiere vor der Mundregion durch eine Protoplasmabrücke; auf ihr wandert nun der Wanderkern jedesmal in den anderen Paarling hinüber (D), und verschmilzt mit dessen stationärem Kern (E). Der so entstandene kopulierte Kern stammt also von zwei verschiedenen Individuen her und ist dem Kern des befruchteten Eies vergleichbar. Nach der Überwanderung der Kerne trennen sich die beiden verbundenen Individuen; in jedem geht der durch seine bisherige Tätigkeit abgenutzte Großkern durch Zerfall zugrunde, und durch Teilung des kopulierten Kernes wird der Kernapparat regeneriert (F). Sowohl der Haupt- wie der Nebenkern aller Nachkommen bis zur nächsten Konjugation stammen von diesem Kern ab. Im einfachsten Falle (so bei Colpidium, vgl. Schema, Abb. 342) teilt er sich zunächst zweimal, und von diesen vier Kernen werden zwei zu Haupt-, zwei zu Nebenkernen für die beiden aus der Teilung des Individuums hervorgehenden Nachkommen;

bei Paramaecium u. a. sind diese letzten Vorgänge noch komplizierter; aber auf ihre Betrachtung können wir verzichten, da ihnen allgemeine Bedeutung nicht zukommt.

Diese beiden Beispiele zeigen, daß die bei den Metazoën ganz allgemein vorkommenden Reifungs- und Befruchtungsvorgänge auch bei den Protozoën ihre Parallele haben; bei der Kopulation findet hier Verminderung des Chromatins durch Polkernbildung und Vereinigung zweier Kerne verschiedener Individuen zu einem neuen statt. Es fragt sich jetzt: wenn die Reduktion der Chromosomenzahl durch die Polzellenbildung eine Verdoppelung der normalen Zahl bei der Befruchtung verhindern soll, wie steht es dann mit den Polzellen bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern, wo eine Befruchtung nicht stattfindet? Hier zeigt die Untersuchung, daß bei Blattläusen und Wasserflöhen (Daphniden) die nicht befruchtungsbedürftigen Eier nur eine Polzelle ausstoßen und damit die Zahl der Chromosomen nicht reduzieren; bei den Formen aber mit gelegentlicher oder fakultativer Parthenogenese, z. B. bei dem Spinner Liparis oder bei den unbefruchtet bleibenden Bieneneiern finden beide Reifeteilungen statt und die Chromosomenzahl wird reduziert; wahrscheinlich ergänzt sie sich durch Spaltung der übrig gebliebenen Chromosomen.

4. Die Bedeutung der Kopulation.

Die weite Verbreitung dieser Vorgänge weist mit größtem Nachdruck auf die wichtige Rolle hin, die sie im Leben der Organismen spielen, und läßt uns aufs neue die Frage nach dem Wesen und der Bedeutung der Kopulation erheben. Bei ihrer Beantwortung empfiehlt es sich, wiederum in der Hauptsache die Verhältnisse bei den Metazoën ins Auge zu fassen, da sie am besten bekannt sind. Wir müssen da zwei Dinge auseinander halten, die im Gefolge der Kopulation oder, wie wir hier sagen können, Befruchtung eintreten. Das eine ist die Anregung zur oft wiederholten Kernteilung, wie sie bei der Entwicklung des Embryo aus dem befruchteten Ei, und zwar als direkte zeitliche Folge der Befruchtung eintritt, im Gegensatz zu den Protozoën, wo ja die Kopulation durchaus nicht immer zu beschleunigter Teilung führt; das andere ist die Vermischung zweier Kernmassen von verschiedener Herkunft, die Amphimixis.

Daß die Anregung zur Entwicklung mit der Vereinigung der Kerne nicht wesentlich zusammenhängt, ist leicht einzusehen. Es ist nämlich gelungen, kernlose Bruchstücke von Eiern, z. B. von Seeigeleiern, zu befruchten, und aus diesen Stücken, die dann also nur den Samenkern enthielten, Larven zu erziehen, die den normalen Larven, abgesehen von der geringeren Größe, vollkommen gleichen. Immerhin aber wird es aus dem Verlauf der Vorgänge wahrscheinlich, daß gerade das Spermatozoon ein Etwas in das Ei einführt, wodurch dieses zur Teilung angeregt wird; denn das unbefruchtete Ei teilt sich gewöhnlich nicht, sondern geht zugrunde. Im allgemeinen ist es ja der durch das Spermatozoon ins Ei gebrachte Zentralkörper, der bei der Teilung des Eies allein wirksam ist und von dem aus alle Zentralkörper des Embryos durch sukzessive Teilung entstehen; der Zentralkörper des Eies ist meist nach den Reifungsteilungen rudimentär geworden. Es lag also der Gedanke nahe, hier die Entwicklungsanregung durch das Spermatozoon lokalisiert zu denken. Aber bei Blütenpflanzen, wo die Vorgänge der Befruchtung ganz ähnliche sind, fehlen die Zentralkörper gänzlich, und wir haben auch bei Protozoën Kernteilungen ohne Zentralkörper kennen gelernt. Deshalb kann die Annahme nicht schlechthin Gültigkeit haben, daß das Ei erst durch Hineinbringen des Spermazentralkörpers entwicklungsfähig werde. Dem entspricht auch die Tatsache, daß

bei den fakultativ parthenogenetischen Eiern, wo ja auch der Zentralkörper des Eies rudimentär wird, die Entwicklung ohne Befruchtung eintritt. Es widersprechen ferner die höchst merkwürdigen Tatsachen, die man als künstliche Parthenogenese bezeichnet. Dadurch, daß man Eier niederer Tiere, z. B. von Stachelhäutern, manchen Würmern und Weichtieren, die befruchtungsbedürftig sind, also ohne Befruchtung absterben würden, mit gewissen chemischen Mitteln behandelt, z. B. mit Lösungen von Kalilauge in bestimmten geringen Konzentrationen oder mit Kohlensäure, kann man sie veranlassen, sich mehr oder weniger weit zu entwickeln. Es bildet sich dann im Protoplasma des Eies ein neuer Zentralkörper, der bei den Teilungen vollkommen die Rolle eines normalen Zentralkörpers spielt. Eines der Mittel, künstliche Parthenogenese herbeizuführen, ist auch ein Extrakt, das aus den Spermatozoën der betreffenden Tierart gewonnen wird. Dadurch wird es höchst wahrscheinlich, daß es eine chemische Substanz ist, die durch das Spermatozoon in das Ei hineingetragen wird und den Anstoß zur Entwicklung gibt. Wo diese Substanz im Spermatozoon ihren Sitz hat, darüber können wir freilich noch nichts aussagen.

a) Die körperlichen Grundlagen der Vererbung.

Durchaus verschieden von der Anregung zur Entwicklung sind die Folgeerscheinungen, die mit der Amphimixis, d. h. damit verknüpft sind, daß sich zwei Kerne verschiedener Herkunft in dem befruchteten Ei vereinigen. Es sind zwei Individualitäten, die hier zu einer einzigen verschmolzen werden, und das Ergebnis kennen wir aus Erfahrung: die Eigenschaften des aus dem befruchteten Ei entwickelten neuen Individuums gleichen teils denen der Mutter, teils denen des Vaters: es hat deren Eigentümlichkeiten „ererbt".

Die Tatsachen der Vererbung sind uns durch alltägliche Beobachtung an Menschen geläufig; hier ist unser Blick für die Unterschiede geschärft und wir können beurteilen, welche Züge körperlicher und geistiger Art ein Kind von der einen, welche von der anderen elterlichen Seite übernommen hat. Das Ergebnis ist ein wechselndes: bald überwiegt der mütterliche, bald der väterliche Einfluß. Das eine aber können wir mit Sicherheit sagen: keineswegs finden wir stets ein Übergewicht auf mütterlicher Seite. Das ist von hoher Wichtigkeit; denn von der Substanz des menschlichen Kindes stammt von der Mutter unendlich viel mehr als vom Vater. Schon das Ei übertrifft das Spermatozoon um mehr als das Zwanzigmillionenfache an Masse; dann aber geht die Ernährung des Kindes bis zur Geburt ganz auf Kosten des mütterlichen Organismus.

Manche Beobachtungen geben uns noch genaueren Aufschluß über den Anteil, den die Elterntiere an den gemeinsamen Nachkommen haben, nämlich die Betrachtung der Bastarde, die durch Paarung ungleicher Elternarten entstanden sind. Hier hält sehr häufig das Junge mehr oder weniger genau die Mitte zwischen den beiden Stammarten, wenn es auch gar manche Ausnahmen in dieser Richtung gibt. Die Bastardmännchen von Smerinthus ocellata L. und Sm. populi L. bewahren selbst in unbedeutenden Einzelheiten ihre Zwischenstellung. Die Bastarde unsrer Garten- und Hainschnecke, Helix hortensis Müll. und H. nemoralis L., die Lang sehr genau untersucht hat, halten in vielen Eigenschaften die Mitte zwischen den Eltern; so vor allem in den Größenverhältnissen: der Länge der Spindel, dem Durchmesser des letzten Umgangs, der Größe des Gehäuses überhaupt, der Länge des Pfeilsacks und Liebespfeils, sowie des Flagellums, eines Anhangs am männlichen Geschlechtsapparate; auch die Gestalt des Pfeiles hält die Mitte (Abb. 343). In anderen Merkmalen, wodurch die Elternformen sich unterscheiden,

neigen sie bald mehr dem einen, bald mehr dem andern Elter zu: sie bilden also darin gleichsam Mosaikformen, wobei ein Teil der Komponenten von einer, ein Teil von der andern Seite genommen ist. Eine Mittelstellung zwischen den Eltern zeigen auch die Bastarde zwischen Auer- und Birkwild, das Rackelwild; die Abbildung 344 zeigt das z. B. an der Gestaltung des Schwanzes bei der Henne: in der Biegung der Steuerfedern und in der Erstreckung der weißen Deckfedern des Bürzels hält die Rackelhenne fast geometrisch genau die Mitte zwischen Auer- und Birkhenne; beim Hahn ist das noch auffälliger. In solchen Fällen kann kein Zweifel sein, daß das Junge von beiden Eltern gleichviel ererbt hat. Anderemale wird das Ergebnis dadurch weniger deutlich, daß manche Eigenschaften im individuellen Leben des jungen Tieres latent bleiben können und erst in der nächsten Generation zum Vorschein kommen, wohin beim Menschen der oft beobachtete Rückschlag von Kindern auf Großeltern gehört und viele andre Fälle von sogenanntem Atavismus. Es erscheint daher als eine sehr wahrscheinliche Voraussetzung, daß der Betrag des von jedem der beiden Eltern auf das Kind Vererbten mindestens potentiell gleich ist.



Abb. 343. Liebespfeile von *A* Helix nemoralis L., *B* Hel. nemoralis L. × hortensis Müll., *C* Hel. hortensis Müll. *a* Seitenansicht, 5fach vergrößert, *b* Querschnitt. Nach Lang.

Die Eigenschaften, die in dem neuen Lebewesen zum Vorschein kommen, müssen in dem befruchteten Ei schon latent vorhanden sein. Wir finden dafür nur eine einleuchtende Möglichkeit, nämlich daß sie sich dort in Form von materiellen Teilchen vorfinden, die zu den Merkmalen in bestimmter Beziehung stehen; solche Teilchen werden als materielle Anlagen bezeichnet. Daß die Anlagen mit den Merkmalen, für deren spätere Ausbildung sie die Grundlage darstellen, nicht identisch sind, wie die alten Evolutionisten (vgl. unten) meinten, ist durch die Untersuchung erwiesen: man findet nirgends in dem befruchteten Ei das verkleinerte Abbild des Tieres, das sich daraus entwickeln wird. Vielmehr müssen wir annehmen, daß darin Plasmaqualitäten enthalten sind, die bei der Entwicklung die Merkmale entweder direkt erzeugen oder auf andre Teile derart umstimmend einwirken, daß es zur Entstehung bestimmter Merkmale kommt. Die Summe der materiellen Anlagen, die stoffliche Unterlage für die Vererbung, wird seit Nägeli als Idioplasma oder auch als Keimplasma bezeichnet. Wenn nun aller Wahrscheinlichkeit nach die Masse der

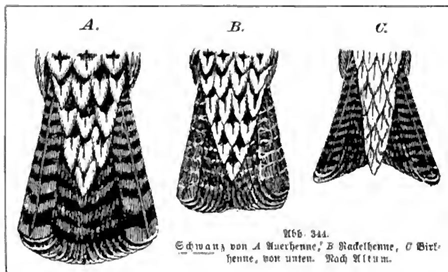


Abb. 344. Schwanz von *A* Auerhenne, *B* Rackelhenne, *C* Birkhenne, von unten. Nach Altum.

von väterlicher und mütterlicher Seite übertragenen Eigenschaften gleich ist, so haben wir auch Grund zu der Annahme, daß die Masse der Vererbungsträger ebenfalls gleich groß ist. So kommen wir zu der Forderung, daß in Spermatozoon und Ei etwa gleichgroße Mengen von Keimplasma enthalten sein müssen.

Ei und Spermatozoon sind aber an Masse sehr ungleich; sie können daher unmöglich ganz aus Keimplasma bestehen. Sie sind auch aus sehr verschiedenen Teilen aufgebaut. Das Ei besitzt stets reichlich Protoplasma, einen Kern und mehr oder weniger ansehnliche Vorratsstoffe; der Zentralkörper ist im reifen Ei vielfach verschwunden. Das Spermatozoon besitzt sehr wenig Protoplasma, das bei den fadenförmigen auf den Schwanz beschränkt ist, ferner ebenfalls einen Kern und einen Zentralkörper. Beiden, dem Ei und dem Spermatozoon, gemeinsam ist also der Kern; dem Ei fehlt der Zentralkörper, für das Spermatozoon kommt das Protoplasma nicht in Frage, da es in manchen Fällen bei der Befruchtung gar nicht mit ins Ei gelangt, sondern durch Abschnürung des Schwanzes draußen bleibt. So kommen wir zu dem Schluß, daß das Keimplasma im Kern lokalisiert sei. Das stimmt gut zu der wichtigen Stellung des Kernes in der Zelle, die wir oben (S. 535) schon charakterisiert haben.

Ei- und Spermakern sind morphologisch gleichwertig; denn die Oo- und Spermatogenese stimmen gerade in den Schicksalen des Kernes in auffälligster Weise überein. Der Unterschied zwischen Ei und Spermatozoon ist kein ursprünglicher; er ist erworben und gründet sich auf die Arbeitsteilung zwischen den beiderlei Geschlechtsprodukten; die allmählichen Übergänge zwischen Isogamie und Heterogamie bezeugen dies. — Aber auch physiologisch sind Ei- und Spermakern gleichwertig; denn jeder kann für sich allein die Entwicklung eines neuen Individuums leiten, ohne Beteiligung des anderen: der Eikern bei der Parthenogenese, der Spermakern aber bei der Befruchtung kernloser Eibruchstücke. Das stützt die Annahme, daß sie auch gleichwertig als Vererbungsträger auftreten.

Im Kern kommt wiederum die flüssige Masse, der Kernsaft, nicht in Betracht, denn dieser fehlt im Kopf des Spermatozoons. Wir haben also nur die Wahl zwischen der achromatischen und der chromatischen Substanz des Kernes. Und diese Wahl wird uns nicht schwer. Wir sehen, wie die Entstehung der vielen Zellen, die den Körper eines Individuums zusammensetzen, durch fortgesetzte mitotische Teilung der befruchteten Eizelle zustande kommt, und wissen, daß der Mechanismus der mitotischen Teilung ganz für die genaue Verteilung des Chromatins auf die Tochterzellen eingerichtet erscheint. Wir haben in den Reduktionsteilungen bei der Bildung von Ei- und Samenzellen ein Mittel kennen gelernt, die Konstanz der Chromosomenzahlen zu erhalten. Wir haben ferner gesehen, daß von den Chromosomen des befruchteten Eies und damit aller von ihm abstammenden Körperzellen des neuen Tieres die Hälfte von väterlicher, die Hälfte von mütterlicher Seite stammt. Dagegen spielt die achromatische Substanz, soweit wir das übersehen können, bei den Teilungen nur eine Hilfsrolle; auf künstlichem Wege können neue Zentralkörper und Strahlungen im unbefruchteten Ei hervorgerufen werden. Diese Erwägungen weisen mit großer Einhelligkeit darauf hin, daß wir nicht das Achromatin, sondern das Chromatin als Keimplasma zu betrachten haben.

Bei dem großen Interesse, das die Keimzellen als Träger der Vererbungssubstanz, des Keimplasmas, verdienen, lohnt es sich, ihren früheren Schicksalen noch etwas genauer nachzugehen. Am leichtesten ist ihre Herkunft beim Pferdespulwurm, Ascaris megalocephala Cloq., zu verfolgen. Hier nämlich unterscheiden sich alle Zellen des Embryos, die zu den unmittelbaren Vorfahren der Keimzellen gehören — man bezeichnet diese

ganze Zellreihe als Keimbahn — von den übrigen durch die Form ihres Kerns, besonders sobald dieser sich teilt: in den Zellen der Keimbahn enthält der Kern zwei Chromosomen (bei einer anderen Varietät desselben Wurmes vier), bei den Körperzellen zerfällt jedes dieser beiden Chromosomen unter Abstoßung seiner Endteile in eine Anzahl kleinerer Chromatinportionen, die sich im übrigen ganz als Chromosomen verhalten (Abb. 345). Man kann daher von den ersten Teilungen an die Vorfahrenzellen der Keimzellen ganz genau erkennen; bei der sechsten oder siebenten Teilung entsteht eine Zelle, von der sich keine Körperzellen mehr abspalten, die Urgeschlechtszelle; alle Keimzellen stammen von dieser ab, keine Körperzelle liefert Keimzellen. Die frühzeitige Sonderung der Urgeschlechtszellen ist noch bei einer ganzen Anzahl von Formen bekannt: bei Schwämmen, bei Plattwürmern, bei dem Wurm Sagitta, bei einigen Weichtieren, vielen Gliederfüßlern und einer Anzahl von Wirbeltieren. Keine der Zellen, die in die Keimbahn gehören, leistet für das Individuum irgendwelche Arbeit, weder für Bewegung noch für Ernährung noch für Exkretion. Sie beeinflussen den Körper in der Hauptsache nur mittelbar, indem sie ihm Nährstoffe entziehen. Sie haben keine Funktion, die dem Körper als solchem zugute käme, sondern verbleiben durchaus ruhig und werden deshalb in keiner Weise abgenutzt, wie es die Körperzellen werden. Ihr Verhalten zu den Körperzellen ist ähnlich wie das des Kleinkerns zum Großkern bei den Wimperinfusorien, die deshalb oben als unabgenutzter und als Gebrauchskern bezeichnet wurden.

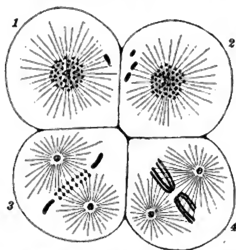


Abb. 345. Vierzellenstadium des Keims (2mal geteiltes Ei) von Ascaris megalocephala Cloq.

In den Zellen 1, 2, 3, von denen 1 und 2 vom Pol, 3 senkrecht zur Teilungsachse gesehen ist, haben sich die Chromosomen unter Abstoßung ihrer Enden in kleinere Chromatinportionen aufgelöst; in der Zelle 4, die zur Keimbahn gehört, sind sie zusammenhängend geblieben. Nach Boveri.

Man kann sagen: das befruchtete Ei scheidet bei seinen Teilungen eine Anzahl Stücke ab, die zu Körperzellen, zum „Soma", werden und deren Beschaffenheit von der des Eies mehr oder weniger verschieden wird; nach Absonderung dieser Elemente bleiben die Urgeschlechtszellen übrig als die wesensgleichen Nachkommen des Eies. Sie müssen nur an Masse zunehmen, und die Stoffe dazu werden ihnen durch die Körperzellen geliefert. Diese Nahrung wird von ihnen assimiliert; ihre Eigenschaften werden dadurch ebensowenig beeinflußt, wie die Eigenschaften eines menschlichen Kindes durch Ammenmilch oder Kuhmilch, die es erhält. Die Körperzellen bilden gleichsam nur eine Hülle und Amme für die Geschlechtszellen. Es werden also die Geschlechtszellen nicht von dem Körper des Tieres produziert, in dem sie liegen, sondern sie selbst bringen diesen hervor; die Geschlechtszellen aber in ihrer Gesamtheit stammen unmittelbar von den Keimzellen der Eltern des betreffenden Individuums, nämlich von dem mütterlichen Ei und dem väterlichen Spermatozoon, und diese wiederum stammen ihrerseits von den Keimzellen der vier Großeltern, das Ei von dem Ei und Spermatozoon, aus denen das Muttertier entstand, und das Spermatozoon entsprechend. So existiert ein direkter substantieller Zusammenhang der Keimzellen durch die ganze Vorfahrenreihe eines Individuums (Abb. 346); die einzelnen Individuen dieser Vorfahrenreihe jedoch, die in der Hauptsache aus Körperzellen bestehen, sind nicht in so unmittelbarem Zusammenhang; jede Geschlechtszellengeneration muß sich ihre Hülle selber bilden und deshalb, weil ihre Bildung von wesensgleichen Zellen ausgeht, sind diese Hüllen, die betreffenden Träger der Geschlechtszellen, einander ähnlich. Den

Zusammenhang der Keimbahnen und damit des ihnen enthaltenen Keimplasmas durch die ganze Vorfahrenreihe bezeichnet man mit Weismann als die Kontinuität des Keimplasmas.

Nach dieser Auffassung macht es dem Verständnis keine Schwierigkeit, wenn das Kind von den Eltern die Eigenschaften „erbt", die in deren Keimplasma schon begründet lagen; nur der Ausdruck ist falsch: das Kind übernimmt diese Eigenschaft nicht von den Eltern, nicht von deren Körperzellen, deren Soma, sondern von dem Keimplasma; es schöpft aus derselben Quelle, aus der auch jene schon geschöpft haben. Anders liegt der Fall, wenn an den Körperzellen der Eltern eine Veränderung vor sich geht, die in dem Keimplasma nicht begründet war, z. B. wenn durch eine Verletzung eine Narbe entsteht, oder wenn z. B. einem Hund der Schwanz gekürzt wird. Wenn sich solche am Körper neu erworbene Eigenschaften, somatogene Eigenschaften, auf die Nachkommen übertragen würden, so würden wir dem ohne Erklärung gegenüberstehen. Obgleich aber oft behauptet ist, daß solche neu erworbene Eigenschaften auf die Nachkommenschaft vererbt worden wären, so hat sich keines der dafür angeführten Beispiele als stichhaltig erwiesen. Sicher ist, daß in den allermeisten Fällen von vornherein eine solche Vererbung ganz gewiß nicht stattfindet: das Stutzen der Schwänze und Ohren bei gewissen Hunderassen, das Tätowieren der Maoris, die Beschneidung der Juden und andere Veränderungen im Bestande der Körperzellen sind durch viele Generationen wiederholt, die Sprengung des Hymens

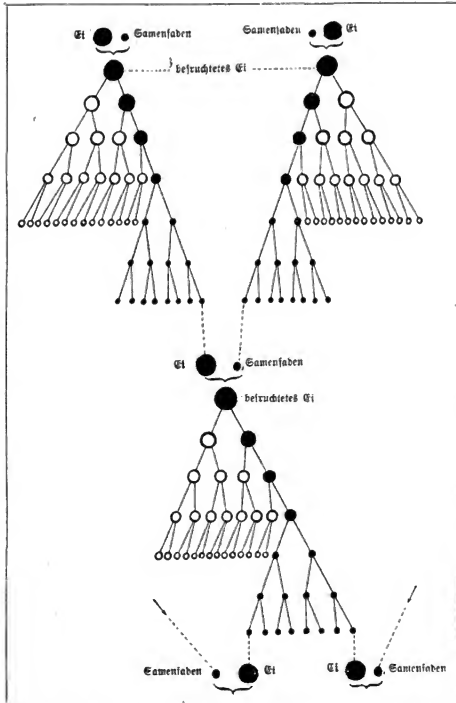


Abb. 346. Schema, die Abstammung der Fortpflanzungszellen und Körper-(Soma-)zellen aus dem befruchteten Ei darstellend.

● sind die Fortpflanzungszellen und ihre direkten Vorfahren (die Keimbahn), ○ die Körperzellen. Die Zahl der Zellgenerationen in den drei Stammbäumen (von Vater-, Mutter- und einem Tochtertier) ist viel zu gering angenommen.

beim menschlichen Weibe findet in jeder Generation ausnahmslos statt, und alle diese Verletzungen hinterlassen keine Spuren. Es fehlt auch jeder Anhalt dafür, daß Eigenschaften, die vom Individuum durch Übung erworben sind, wie der starke Arm des Schmieds oder die durch Draining erreichte Ausdauer des Rennpferdes, sich auf die Nachkommen vererben. Was die Anhänger der Vererbung erworbener, d. i. somatogener Eigenschaften an angeblichem Tatsachenmaterial für ihre Ansicht ins Feld führen, ist entweder durch völlig ungenügende Beobachtung gestützt oder geht auf Berichte ungeschulter Personen zurück und ist damit durchaus verdächtig, — oder es beruht auf einer falschen Auffassung von „erworbenen Eigenschaften". Die Frage wäre längst einwandfrei entschieden, wenn es möglich wäre, eine tatsächlich vererbte Eigenschaft als sicher somatogen darzutun; sich hier mit ungenügenden Beweisgründen abgefunden zu haben, ist der Vorwurf, der den Anhängern der Vererbung somatogener Eigenschaften gemacht werden muß. So kann z. B. erworbene Giftimmunität von Mäusen auf ihre Jungen übertragen werden, und das ist als Fall einer Vererbung erworbener Eigenschaften dargestellt; aber die Vererbung geschieht nur von Seiten des Weibchens, und kommt so zustande, daß das im Körper gebildete Gegengift auch den Embryo durchdringt, also dem jungen Tier mitgegeben wird. Ebenso beruht die erbliche Übertragung der Hühnertuberkulose nachgewiesener Maßen auf Infektion des Eies mit dem Krankheitserreger. Deshalb gehen wir hier gar nicht näher auf die Theorien ein, durch die das Zustandekommen einer solchen Vererbung erklärt werden soll, wie die Pangenesis-Hypothese Darwins u. a.

b) Variation des Keimplasmas.

Mancher wird zunächst verblüfft fragen: wie ist eine erbliche Variation möglich, wenn die am Soma auftretenden Veränderungen nicht vererbbar sein sollen? Die Antwort ist, daß das Keimplasma selbst variieren kann, so gut wie das Protoplasma anderer Zellen. Allerdings wird diese Variation für uns erst in der nächsten Generation wahrnehmbar und ist daher scheinbar erst hier aufgetreten; wir können sie zunächst nicht von solchen unterscheiden, die vom Soma erworben sind, die also durch Veränderung der Körperzellen erst in dieser Generation angebahnt sind. Das Kriterium der germinogenen Veränderung liegt eben in ihrer Vererbung, obgleich Fälle möglich sind, wo es trotz Vererbung der Anlage nicht zu deren Entfaltung kommt (vgl. unten). Natürlich geben auch die Anhänger der Vererbung somatogener Eigenschaften das Vorkommen und die Vererbbarkeit der germinogenen Abänderungen zu; aber sie bestreiten, daß sie allein zur Vererbung kommen. Im Keimplasma variieren also die Anlagen, und die geringste Abänderung an der Anlage wird bei der „Entfaltung der Anlage", wenn sie aktiv wird und bedingend auf die Gestaltung des sich entwickelnden Individuums einwirkt, zu merklichen Umbildungen im Soma führen — so etwa wie ein geringer Eingriff in die Knospe eine starke Umbildung des daraus entstehenden Triebes hervorruft. Zu der Variation des Keimplasmas ist damit der Grund gelegt, daß es im Einzelindividuum wächst, indem aus der Urgeschlechtszelle eine große Anzahl von Geschlechtszellen entstehen; das geschieht durch Aufnahme von Nährstoffen, die assimiliert werden, und dabei können vielleicht kleine Abänderungen auftreten. Denn die Assimilation steht nicht unter absolut konstanten Bedingungen: die Beschaffenheit des Blutes, die Art der Nahrung und Stoffe, die nebenbei mit ihr aufgenommen werden, vielleicht das Klima, bei wechselwarmen Tieren sicher auch die Temperatur wirken auf das Keimplasma ein und werden es besonders während seines Wachstums, aber auch sonst beeinflussen können.

Ein Beispiel für eine Abänderung, für die wir die Ursache mit größter Wahrscheinlichkeit ins Keimplasma verlegen müssen, berichtet Darwin: Es traten bei zwei als Zwillinge geborenen Mädchen, die einander sehr ähnlich waren, eine Anzahl gleichartiger Unregelmäßigkeiten auf; bei beiden waren die kleinen Finger an beiden Händen gekrümmt, und der zweite Lückzahn des bleibenden Gebisses im Oberkiefer war vom ersten Backenzahn nach innen zu gerückt, eine Eigentümlichkeit, die weder den Eltern noch sonst einem Familiengliede zukam. Daß hier eine gleichartige Beeinflussung der Zwillinge im mütterlichen Körper die Ursache sein könnte, läßt sich für die zweite Besonderheit kaum einwenden, da diese ja erst beim Zahnwechsel, im Alter von etwa 11 Jahren, auftritt. Wenn wir die vielfach angenommene Hypothese zugrunde legen, daß identische Zwillinge aus einem Ei hervorgehen, läßt sich das Zusammentreffen dieser Anomalien aus der Beschaffenheit des Keimplasmas im Ei erklären; daß eine selbständige Variation der Körperzellen bei beiden Individuen unabhängig zum gleichen Ergebnis führen sollte, ist ausgeschlossen.

Ein Beispiel für die Beeinflussung des Keimplasmas durch äußere Einwirkungen dürfte in folgendem zu sehen sein. Wenn man die Puppen von Schmetterlingen bald nach der Verpuppung eine Zeitlang unter erniedrigter Temperatur hält, so bekommt der ausschlüpfende Schmetterling oft eine andere Färbung als die normale. Bei dem braunen Bären (Arctia caja L.) können die Vorderflügel fast ganz schwarzbraun werden, die Hinterflügel vergrößerte dunkle Flecke bekommen; so veränderte Falter pflanzten sich in der Gefangenschaft fort, und ihre Nachkommen zeigten z. T. ähnliche, wenn auch minder starke Verfärbungen, ohne daß sie im Puppenzustande der Kälte ausgesetzt wurden. Die Kältewirkung trifft bei diesen Experimenten nicht die schon gefärbten Flügel, sondern sie tritt zu einer Zeit ein, wo die Flügel in der Puppe noch ungefärbt sind; sie beeinflußt also die Anlagen für die Färbung, und es ist verständlich, daß die entsprechenden Anlagen im Keimplasma der Puppe, die ja ebenfalls der niedrigen Temperatur ausgesetzt sind, in gleicher Richtung verändert wurden, wenngleich weniger stark, da sie sich in einem anderen funktionellen Zustande befanden als jene.

Die meisten Variationen, die wir beobachten, sind nur unbedeutend und bewegen sich im allgemeinen innerhalb bestimmter Grenzen, die für eine Tierart durch vergleichende Untersuchung leicht bestimmbar sind: innerhalb der Variationsbreite der Art. Es kommen aber auch Variationen vor, die über diese Grenze hinausgehen, die unvermittelt einen größeren Betrag von Abweichung aufweisen, sogenannte Sprungvariationen oder Mutationen. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß sie auf Abänderungen des Keimplasmas beruhen, die bei der Entfaltung der Anlage sich entsprechend vergrößern. Als Beispiel sei der „Stachelschweinmensch" Lambert aufgeführt, dessen Haut bedeckt war mit schwieligen Vorsprüngen, die sich periodisch erneuerten. Alle seine sechs Kinder und zwei seiner Enkel waren in gleicher Weise entstellt. Auch die ganz unvermittelte Variation eines Widderlamms gehört hierher, dem die einst in Massachusetts gezüchtete Rasse der Ankonschafe ihre Entstehung verdankt: dieses Lamm hatte einen langen Rücken und kurze krumme Beine wie ein Dachshund und vererbte diese Eigenschaften rein auf einen Teil seiner Nachkommen. Besonders merkwürdig ist dieser Fall, weil eine ähnliche Mißgestalt auch plötzlich bei einem Pferdefüllen aufgetreten ist — sie wurde leider nicht auf ihre Vererbungsfähigkeit erprobt. Wahrscheinlich verdankt auch die Rasse der Dachshunde einem ähnlichen „Zufall" ihre Entstehung.

Diese an drei verschiedenen Säugerarten in ähnlicher Weise aufgetretenen Variationen regen zu weiteren Überlegungen an. Ein Organismus — und ein solcher ist auch das

Keimplasma — kann nicht in beliebiger Weise variieren, sondern es bestehen gewisse Beschränkungen, und in manchen Richtungen kann die Variation leichter eintreten als in anderen. Noch keinem Züchter ist es gelungen, eine blaue Rose oder eine grüne Taube hervorzubringen. Dagegen sind bei verschiedenen Arten unserer domestizierten Vögel Federhauben auf dem Kopf erzüchtet: bei Hühnern, Enten, Tauben, Kanarienvögeln; sie haben unabhängig voneinander in gleicher Richtung variiert. Wenn die Variation bei den Gliedern einer Generationsreihe in der einmal eingeschlagenen Richtung beharrt und sich im weiteren Verlauf der Reihe noch steigert, so ergibt das eine fortschreitende Entwicklung in bestimmter Richtung. Diese kontinuierliche Steigerung kann unmöglich an die stets wieder unterbrochene Reihe der aufeinanderfolgenden Somata der Individuen gebunden sein; sie bedarf einer kontinuierlichen Grundlage, und das ist das Keimplasma. Wir können uns sehr wohl vorstellen, daß derartige Reihen durch Fortschreiten des Variierens in bestimmter Richtung im Keimplasma entstehen. Eines der bekanntesten Beispiele für bestimmt gerichtete Entwicklung ist die zunehmende Verästelung und Vergrößerung des Geweihes in der Entwicklungsreihe der Hirsche: die ältesten Hirschgeweihe aus dem mittleren Miocän waren klein und gabelförmig; schon im oberen Miocän und im Pliocän finden sich größere Geweihe, jede Stange mit drei Enden, eine Vergrößerung, die den Trägern wahrscheinlich Vorteil im Kampf gegen Feinde und Nebenbuhler brachte; dann traten Achtender mit bedeutend größerem Geweih auf, und im oberen Pliocän und im Diluvium erscheinen schließlich Formen mit stets zunehmender Größe und Endenzahl der Geweihe, bis endlich beim Riesenhirsch (Cervus euryceros Aldr., Tafel 12) und Verwandten das Geweih geradezu monströs groß wurde. Ein solch kolossaler Luxus, wie er in der jährlichen Neubildung eines derartigen Geweihs und in dem Kraftaufwand zum Tragen und Handhaben desselben liegt, kann unmöglich vorteilhaft sein; vielmehr wurden die Besitzer schwerfällig zum Kampf und bei der Flucht behindert, und es ist nicht unwahrscheinlich, daß das Aussterben solcher Formen durch diesen Aufwand befördert wurde. — Ebenfalls durch bestimmt gerichtete Entwicklung führte die anfangs vorteilhafte Vergrößerung der Eckzähne bei katzenartigen Raubtieren zu der Ausbildung der gewaltigen Säbelzähne bei Machaerodus und Smilodon, die durch ihre Länge beim Fressen hinderlich sein mußten und wohl mit Recht als die Ursache für das Aussterben dieser Formenreihe angesehen werden. Bestimmt gerichtete Entwicklung hat wohl auch die mächtigen, mit ihrer Spitze zurückgebogenen Stoßzähne des Mammut, den gewaltigen Stoßzahn des Narwals (Monodon) und die langen, fast 2 m erreichenden Schwanzfedern bei den Hähnen der japanischen Phoenix-Hühner entstehen lassen.

c) Die Verschiedenheit der Chromosomen.

An den Zusammenhang der Keimbahnen durch die Individuenreihen der Generationen hindurch lassen sich noch andere wichtige Überlegungen knüpfen. Die in dem befruchteten Ei vereinigten Chromosomen stammen zur Hälfte von väterlicher, zur Hälfte von mütterlicher Seite, und wenn die Theorie von der Individualität der Chromosomen richtig ist, so müssen diese Chromosomen dauernd ihre Eigenschaften gesondert behalten und sich unvermischt neben ihren Nachbarchromosomen bewahren. Soweit die Verschiedenheit der Elterntiere ein Ausdruck der Verschiedenheit des ihre Entwicklung leitenden Keimplasmas ist, müssen also auch diese zwei Partieen von Chromosomen verschieden sein. Aber auch bei den Elterntieren enthalten ja die Zellen Chromosomen verschiedener Herkunft, nämlich



Riesenhirsch (Cervus euryceros Aldrovandi), rekonstruiert.

je von zwei Großelterntieren, und so geht es weiter zurück. So wäre es möglich, daß alle Chromosomen eines befruchteten Eies verschiedener Abstammung sind.

Boveri hat nun durch Versuche sehr wahrscheinlich gemacht, daß die einzelnen Chromosomen eines Kerns verschiedenwertig sind, daher Anlagen für verschiedene Körperteile enthalten. Wenn man das Ei mit Betäubungsmitteln, wie Chloroform, lähmt, so kann man bewirken, daß mehr als ein Spermatozoon in dasselbe eindringt. Hat man nun ein Ei mit zwei Spermatozoën befruchtet, so treten die beiden Zentralkörper, die dadurch hineinkommen, bei der Teilung in Wirksamkeit; jeder teilt sich in zwei, zwischen diesen vier Tochterzentralkörpern entstehen Teilungsfiguren und die Zelle teilt sich gleich in vier Teile. Für die vier Tochterzellen sind aber nur die Chromosomen von drei Kernen vorhanden, die in unregelmäßiger Weise auf sie verteilt werden. Wenn man die vier Zellen, die aus einem normal befruchteten Seeigelei durch die beiden ersten Zweiteilungen entstehen, voneinander trennt, so kann sich, wie wir noch besprechen werden, aus jeder dieser Zellen eine der normalen ähnliche, nur kleinere Larve entwickeln. Tut man das gleiche bei dem mit zwei Spermatozoën befruchteten Ei, so entwickeln sich die vier Teilzellen ebenfalls weiter; aber sie entwickeln sich nicht alle gleich, sondern in sehr verschiedenem Maße pathologisch. Wenn diese fehlerhafte Entwicklung auf Störungen im Plasma zurückginge, so müßten sich alle vier Teilzellen in gleicher Weise pathologisch entwickeln; die Verschiedenheit aber beruht offenbar auf der verschiedenen Chromatinverteilung, und die Abnormität darauf, daß jede Zelle nicht alle zu ihrer Entwicklung notwendigen Chromosomen erhalten hat. An zu geringer Zahl der Chromosomen kann es nicht liegen; denn bei künstlicher Parthenogenese und bei Befruchtung kernloser Eibruchstücke, wo ja nur die Hälfte der gewöhnlichen Chromosomenzahl vorhanden ist, entstehen ja normalaussehende Larven. Somit muß man annehmen, daß die einzelnen Chromosomen innerhalb eines Spermatozoons oder eines reifen Eies untereinander verschiedenwertig sind — daß etwa, um ein grobes Beispiel zu fingieren, das eine die Anlage für den Kopf, das andere für den Rumpf, ein drittes und viertes für die Arme und Beine enthält — und daß zur normalen Entwicklung die vollständige Reihe, die ganze „Garnitur" der Chromosomen notwendig ist. Da sowohl der Eikern wie der Spermakern für sich allein die Entwicklung eines normalen Embryos leiten kann, muß die reduzierte Chromosomenzahl die vollständige Reihe vorstellen, und im befruchteten Ei ebenso wie in allen daraus hervorgehenden Zellen müssen zwei entsprechende Garnituren vorhanden sein, also von jeder Art Chromosoma zwei Stück, eines aus dem väterlichen und eines aus dem mütterlichen Kern.

Bei der Reduktionsteilung aber müssen Vorkehrungen getroffen sein, daß dadurch die Vollständigkeit der Chromosomenreihe nicht gestört wird, daß jede der Zellen mit reduziertem Chromatin eine vollständige Garnitur Chromosomen behält. Man kennt nun Tierformen, bei denen die Verschiedenwertigkeit der Chromosomen auch äußerlich in ihrer verschiedenen Größe hervortritt; am deutlichsten ist das bei der schon genannten Heuschrecke Brachystola (Abb. 336). Dort finden sich in den Spermatogonien sechs sehr kleine und sechzehn größere Chromosomen, und zwar sind in jeder der beiden Gruppen wieder Abstufungen vorhanden; jede Größe scheint paarweise vorhanden. Bei der Bildung der Vierergruppen vereinigen sich je zwei gleich große Chromosomen, und nach der Reduktionsteilung sind drei kleine und acht größere Chromosomen in den Samenzellen vorhanden. Wenn wir annehmen, daß von den paarweise gleichen Chromosomen das eine von väterlicher, das andere von mütterlicher Seite stammt, so würden sich also bei der Bildung

der Vierergruppen vor der Reduktionsteilung die gleichwertigen väterlichen und mütterlichen Chromosomen vereinigen. Dadurch wird die Integrität der Chromosomengarnitur gewahrt.

Ein Beispiel möge zeigen, wie die Wirkung ist. In den Körperzellen und unreduzierten Keimzellen einer Tierart seien acht Chromosomen, vier väterliche *abcd*, und vier mütterliche *αβγδ*; die mit entsprechenden Buchstaben bezeichneten seien gleichwertig. In der Spermatocyte finden wir dann vier Vierergruppen, $\frac{a\alpha}{a\alpha'}$, $\frac{b\beta}{b\beta'}$, $\frac{c\gamma}{c\gamma}$ und $\frac{d\delta}{d\delta'}$; bei der Reduktionsleitung wird es nun verschieden sein, welche Chromosomen in den einen, welche in den anderen Kern geraten, und es sind in den Samenzellen folgende Chromosomenkombinationen möglich, die jedesmal eine ganze Garnitur der Chromosomen dieser Art darstellen: *abcd, abcδ, abγd, aβcd, αbcd, abγδ, aβcδ, aβγd, αbcδ, αbγd, αβcd, aβγδ, αbγδ, αβcδ, αβγd, αβγδ*. Es sind also Spermatozoën von sechzehn Arten mit verschiedener Kombination der Chromosomen möglich. Dasselbe gilt für die Eier. Je größer die Zahl der Chromosomen, desto größer ist auch die Möglichkeit verschiedener Kombinationen; bei Tieren mit zwölf Chromosomen in den unreduzierten Zellen sind 64 verschiedene Kombinationen in den reifen Geschlechtszellen möglich, bei 16 Chromosomen sind es deren 256, bei 20 Chromosomen 1024, bei 32 sogar 65536 Kombinationen.

Es gibt nun aber ebenso vielerlei Eizellen wie Samenzellen bei einer Tierart, und bei der Befruchtung kann jede beliebige Eizelle mit jedem beliebigen Spermatozoon zur Kopulation kommen. Im befruchteten Ei sind daher noch viel mehr Kombinationsmöglichkeiten der Chromosomen gegeben: bei 8 Chromosomen in den unreduzierten Zellen, also wenn 16 Arten von Samenzellen und Eiern mit verschiedenwertigem Chromosomenbestand existieren, ist die Zahl der möglichen Kombinationen $16^2 = 256$; bei 12 Chromosomen ist die Zahl schon $64^2 = 4096$, bei 16 Chromosomen 65536, bei 20 Chromosomen über 1 Million, bei 32 Chromosomen etwa 4295 Millionen! Da aber nach unseren Ausführungen die Chromosomen Träger der Anlagen für bestimmte Merkmale sind, so sind die Chromosomenkombinationen gleichbedeutend mit Anlagekombinationen; die Nachkommen eines Tieres, das 8 Chromosomen in seinen Körperzellen besitzt, können in 256 fach verschiedener Weise durch ererbte Anlage verschieden sein.

Aus dieser Darlegung leuchtet ein, daß durch die Art und Weise, wie die Amphimixis unter vorhergehender Reduktion der Chromosomen ihren Ablauf nimmt, die Verschiedenheit der Nachkommen eines Tierpaares untereinander von vornherein gewährleistet wird. Für die Kinder eines Menschenpaares gibt es, wenn wir die Chromosomenzahl hier zu 24 annehmen, 2704156 verschiedene Anlagenkombinationen, und die Wahrscheinlichkeit, daß sich zwei Geschwister genau gleichen, selbst dann, wenn ihr Aussehen nur von inneren Ursachen, ohne äußere Einwirkungen bestimmt wird, ist 1 : 2,7 Millionen.[1]) So wird eine bestimmte Variation innerhalb derselben Tierart durch diese Einrichtungen bewirkt, und solche Variabilität bildet eine der Grundlagen für den Fortschritt. Denn gewisse Merkmalskombinationen werden anderen überlegen sein und dadurch den Individuen, die sie besitzen, günstigere Bedingungen und ihren Nachkommen günstigere Aussicht geben. Aber man darf diese Variabilität in ihren Wirkungen nicht überschätzen; sie wird sich im allgemeinen in einem engen Rahmen halten; denn gerade durch die Amphimixis wird ein starkes Abweichen von dem Durchschnittstypus der Art unmöglich gemacht, indem bedeutendere Abänderungen nach einer Seite durch Mischung mit unveränderten

1) Dabei ist natürlich von sogenannten eineiigen Zwillingen abgesehen, die völlig gleiche Chromosomen haben müssen.

oder in entgegengesetztem Sinne variierenden Individuen ausgeglichen werden. Immer aber bildet die Qualitätenmischung im befruchteten Ei die Grundtatsache, auf die die Vererbungsgesetze zurückgehen.

d) Die Mendelsche Regel.

Bei der Tatsache, daß je zwei Chromosomen in dem befruchteten Ei und daher auch in den Körperzellen gleichwertig sind, müssen wir noch eine Zeitlang verweilen. Nehmen wir in ganz roher Weise an, das betreffende Chromosoma enthalte etwa dasjenige Keimplasma, das für die Entwicklung eines Beines bestimmend wirkte — so einfach wird die Sache in Wirklichkeit wahrscheinlich nicht liegen — so würde das Bein doppelt, vielleicht in ganz verschiedener Weise beeinflußt werden, und es läge dann die Möglichkeit vor, daß entweder beide Chromosomen ihren Einfluß gleich stark geltend machten und der Erfolg dann die Mitte halten würde, oder daß die eine Einwirkung stärker wäre und über die andere siegte; in letzterem Falle könnte hier eine rein mütterliche oder eine rein väterliche Erbschaft zum Vorschein kommen.

Wir kennen nun in der Tat Vererbungserscheinungen, wo die Nachkommen nicht die Mitte zwischen den beiden Eltern halten, sondern einseitig nach dem einen derselben schlagen. Wenn man z. B. Gartenschnecken (Helix hortensis Müll.) mit ungebändertem und solche mit fünfbändrigem Gehäuse paart, so sind die Nachkommen alle ungebändert. Paart man diese aber wieder untereinander, so treten in der Enkelgeneration neben ungebänderten wieder fünfbändrige Gehäuse in bestimmter Anzahl auf. Ebenso sind bei der Paarung grauer und weißer Mäuse alle Nachkommen erster Generation grau, und erst in der nächsten Generation finden sich wieder weiße Individuen. An Pflanzen, die ja für Bastardierungsversuche bei weitem günstiger sind als Tiere, hat man in großem Umfange Versuche gemacht und ist zu genaueren Ergebnissen gelangt. Wenn man Erbsen, deren Samen einen gelben Keim haben (A in untenstehendem Schema I), mit solchen kreuzt, deren Samen einen grünen Keim haben (B in Schema I), so erntet man in der ersten Generation lauter gelbkeimige Samen; die durch Bestäubung mit dem eigenen Pollen erzeugten Nachkommen dieser Generation geben teils Samen mit grünen, teils solche mit gelben Keimen, und zwar ist die Zahl der letzteren dreimal so groß als die der ersteren (die Zahlen, die sich bei einem Versuch ergeben haben, sind 775 : 247). Die so erhaltenen grünkeimigen Erbsen pflanzen sich rein fort; von den gelbkeimigen dagegen bringen einzelne, und zwar ein Drittel (im Versuch 7 von 21) nur gelbkeimige Samen, die übrigen zwei Drittel bringen teils gelb-, teils grünkeimige Samen, wieder im Verhältnis von 3 : 1 (im Versuch 462 : 149). In ähnlicher Weise geht es fort; das folgende Schema I wird das verdeutlichen, und zwar für zwittrige Pflanzen, bei denen die Zucht der Tochtergenerationen durch Selbstbestäubung der Blüten mit dem eigenen Pollen die Verhältnisse sehr vereinfacht:

	Schema I (Tatsachen)	Schema II (Deutung)
Eltern:	A B	dd rr
Tochtergeneration:	A	dr
Enkelgeneration:	A A A B	dd dr rd rr
Urenkelgeneration:	A A A A B B	dd dd dr rd rr rr
Ururenkelgeneration:	A A A A A B B B	dd dd dd dr rd rr rr rr

Allgemein gesagt: zwei Rassen von Tieren oder Pflanzen, die man miteinander verbastardiert, weichen in bestimmten Merkmalen voneinander ab; zwei einander entsprechende verschiedene Merkmale kann man als antagonistische bezeichnen, wie Einfärbigkeit und Bänderung bei der Gartenschnecke, gelbe und grüne Farbe des Keimes bei der Erbse. Von den antagonistischen Merkmalen tritt dann eines in der Bastardgeneration allein auf, bei den Schnecken die Einfarbigkeit, bei den Erbsen die gelbe Farbe des Keimes: dieses heißt das dominierende; das andere Merkmal des antagonistischen Paares bleibt in der Bastardgeneration latent und tritt erst in der Enkelgeneration wieder auf: es heißt das rezessive Merkmal. Diese Verhältnisse wurden von dem Brünner Abt Gregor Mendel durch eingehende Experimente an Pflanzen erkannt und im Jahre 1866 bekannt gegeben. Es verhalten sich aber nicht alle Varietäten oder verwandte Arten so, daß von den sie unterscheidenden antagonistischen Merkmalspaaren das eine Merkmal bei Bastardierung dominiert, das andere rezessiv ist; z. B. bei Auer- und Birkwild oder bei Spinnern halten die Bastarde in den meisten Merkmalen etwa die Mitte zwischen den Elterntieren. Wo wir solche Paare von dominierenden und rezessiven antagonistischen Merkmalen bei kreuzungsfähigen Rassen oder Arten finden, sagen wir von diesen, daß sie „mendeln".

Daß dieses „Mendeln" von bestimmten Regeln beherrscht wird, geht aus der verblüffenden Regelmäßigkeit der Zahlenverhältnisse hervor. Die oben entwickelten Vererbungstheorien geben uns für diese sonderbaren Erscheinungen einen Schlüssel (vgl. S. 555 Schema II mit Schema I). In den beiden Eltern A und B ist die Anlage für die antagonistischen Merkmale je in zwei gleichwertigen (einem von väterlicher und einem von mütterlicher Seite ererbten) Chromosomen enthalten, wahrscheinlich neben anderen Anlagen; sie mögen für das dominierende Merkmal mit d, für das rezessive mit r bezeichnet werden. Die reifen männlichen und weiblichen Geschlechtszellen enthalten das betreffende Chromosoma nur einmal, die von A nur d, die von B nur r. Bei der Kreuzung wird also, mag nun A als männlich, B als weiblich funktionieren oder umgekehrt, in dem befruchteten Ei stets ein Chromosoma d mit einem r zusammentreffen, und da d stärker ist als r, so wird die ganze Tochtergeneration nach den Eltern mit dem dominierenden Merkmal schlagen. Bei der Entstehung der reifen Geschlechtsprodukte dieser Tochtergeneration wird nun jedesmal eines der betreffenden Chromosomen durch Reduktion entfernt: es muß also die Hälfte der Spermatozoën das Chromosom d, die andere Hälfte das Chromosom r enthalten, und für die Eier ist dasselbe nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung anzunehmen. Durch die Kopulation (Befruchtung) kommen dann gleichviele von jeder der vier folgenden Kombinationen zustande: dd, dr, rd, rr. Dreiviertel der Enkel, nämlich die mit den Chromosomen dd, dr und rd, haben äußerlich das gleiche Aussehen, sie zeigen das dominierende Merkmal. Bei denen mit dd ist auch in der Konstitution nur dieses vorhanden; bei denen mit dr und rd kommt aber das Chromosom für das rezessive Merkmal noch vor und tritt in der Hälfte der reifen Keimzellen und damit auch in einem bestimmten Teile der Nachkommenschaft aufs neue auf. Die Enkel mit den Chromosomen rr tragen natürlich das rezessive Merkmal zur Schau, das hier nicht durch die Konkurrenz des dominierenden Merkmals unterdrückt wird. Daß die Reduktion der Chromosomenzahl in den reifen Geschlechtszellen in so auffällige Parallele mit den Erfolgen der Bastardierungen gestellt werden kann, spricht sehr zugunsten der Hypothese, daß die Chromosomen das Keimplasma vorstellen oder doch enthalten. Mendel hat schon eine solche Erklärung gegeben, die in die Sprache der hier entwickelten Theorie übersetzt lauten würde: Der Bastard bildet Geschlechtskerne,

in denen die einzelnen Merkmale der Eltern in allen möglichen Kombinationen vereinigt sind, aber nie die beiden Merkmale eines antagonistischen Paares miteinander vorkommen; jede dieser Merkmalskombinationen kommt annähernd gleich oft vor. Correns, der gleichzeitig mit De Vries und Tschermak diese Gesetzmäßigkeiten neu entdeckt hat, bezeichnet das als die Mendelsche Regel.

Die Tatsache, daß bestimmte Merkmale über das antagonistische Merkmal anderer Individuen bei Kreuzungen dominieren und andere rezessiv in späteren Generationen wiederkehren, ist sehr wichtig. Denn während vielfach durch die Amphimixis neu auftretende Merkmale, soweit sie nicht mendeln, wieder verwischt werden, halten sich mendelnde Merkmale unvermischt und können sich, wenn sie dem Tiere Vorteil bringen und seine Fortexistenz begünstigen, auf die Nachkommen mehr und mehr verbreiten, diesen ein Übergewicht geben und so schließlich zur Entstehung neuer Rassen oder gar Arten führen. Wir kennen Beispiele für mendelnde neu auftretende Merkmale aus der Geschichte der Tier- und Pflanzenzucht: so den oben schon angeführten Stammvater der Ankonschafe, der 1791 in Massachusetts geboren wurde, oder die plötzlich entstandene stachellose Akazie und die ausläuferlose Gartenerbse, von denen alle Pflanzen solcher Art abstammen.

Die hier dargelegte Vererbungstheorie mit ihren verschiedenen Hilfshypothesen, wie der Annahme der Individualität der Chromosomen und der Gleichsetzung von Keimplasma und Chromatin, ist eben eine Theorie, und in ihren einzelnen Teilen nicht unbestritten. Ihre erklärende Kraft gegenüber den zahlenmäßig festgestellten Tatsachen muß daher für den Wert der Theorie schwer ins Gewicht fallen. Wenn wir auch nicht mit dem Mikroskop die Anlagen für die einzelnen Merkmale in den Keimzellen feststellen können, so ist doch „der entfaltete Organismus gleichsam ein Spektrum, in welchem die kleinsten Besonderheiten der Keimzelle unseren Wahrnehmungsmitteln zugänglich werden".

Die Bastardierungsversuche mit Rassen, bei denen dominierende und rezessive Merkmale miteinander konkurrieren, zeigen uns zugleich recht nachdrücklich, wie durch viele Generationen Anlagen latent bleiben können, ohne unterzugehen, um dann bei Gelegenheit sich wieder Geltung zu schaffen, wahrscheinlich wenn ihre stärkeren Konkurrenten geschwächt oder verschwunden sind. Dies plötzliche Wiederauftreten von Merkmalen entfernter Vorfahren wird als Rückschlag oder Atavismus bezeichnet. So treffen wir zuweilen bei Pferden an den Füßen Andeutung von Zebrastreifung; es treten als Seltenheit mehrzehige Pferde auf, an deren Füßen die rudimentären Mittelhand- und Mittelfußknochen wenigstens auf einer Seite eine kleine Zehe mit Huf tragen, wie das bei Hipparion und anderen Pferdeahnen der Fall war (S. 73f.). Verwilderte Haustiere, wie Hunde und Schweine, schlagen in Färbung, Aufrechtstellung der Ohren und anderen Eigentümlichkeiten auf ihre Stammformen zurück. Eines der bekanntesten Beispiele von Atavismus bietet ein Kreuzungsversuch, durch den Darwin seine Ansicht von der Abstammung unserer Haustaubenrassen von der Felstaube begründete: bei Kreuzung zweier verschiedener Rassen, die kein Blau in ihrem Gefieder und keine Flügelbinden haben, wie schwarze Barbtauben und rote Bläßtauben, treten häufig Blaufärbung und eine Doppelbinde über den Flügeln auf, wie sie für die Felstaube (Columba livia L.), die Stammutter unserer Haustauben, charakteristisch sind.

e) Verjüngung durch Amphimixis.

Bisher haben wir die Amphimixis hauptsächlich in der Absicht näher analysiert, um aus ihren Tatsachen Folgerungen zu ziehen für die morphologische Erklärung der

Vererbungserscheinungen; wir haben den Begriff der Vererbungsträger, des Keimplasmas festgelegt, haben dann in den Chromosomen die bestimmten Einheiten des Keimplasmas vermutet und aus ihrer Reduktion bei der Reifung der Geschlechtszellen Folgerungen gezogen, die sich mit den Tatsachen in gute Übereinstimmung bringen ließen. Darüber ist eine sehr wichtige Seite der Amphimixis noch unberücksichtigt geblieben, nämlich die Verjüngung, die durch sie herbeigeführt wird.

Die Allgemeinheit der Kernkopulation in den beiden Organismenreichen und die Regelmäßigkeit, mit der die Fortpflanzungsarten ohne Kopulation durch die Gamogonie abgelöst werden, machen es von vornherein wahrscheinlich, daß die Zellvermehrung durch Zweiteilung nicht von sich selbst aus unbeschränkt lange fortdauern kann. Es scheint, daß die Fähigkeit der Zellen sich zu teilen, wodurch die Vermehrung der Organismen in letzter Instanz überall gewährleistet wird, schließlich infolge der Abnutzung der Zellen aufhört, wenn nicht eine Verjüngung eintritt. Diese Verjüngung wird, wie man annimmt, durch die Kopulation bewirkt.

Man hatte solche Überlegungen schon auf Grund der angeführten Tatsachen gemacht, ohne einen förmlichen Beweis dafür in der Hand zu haben. Da lieferte Maupas durch seine Züchtungsversuche mit Infusorien eine Stütze für diese Annahme, die geradezu einem Beweise gleichkommt. Maupas beobachtete, daß sich Infusorien nicht unbeschränkt lange züchten lassen, wenn man die Konjugation verhindert; dies kann man, indem man nur nahe Verwandte in den Zuchtgläsern beieinander läßt und sie bei gutem Ernährungszustande hält, da Hunger die Neigung zu konjugieren befördert. So lassen sich diese Protozoën viele Monate lang unter fortgesetzter Zweiteilung züchten. Aber allmählich werden die Kulturen schwächer; zuerst geht die Körpergröße zurück; dann treten krankhafte Erscheinungen am Wimperbesatz der Tierchen auf, indem sich stellenweise die Wimpern unregelmäßig ausbilden oder ganz schwinden; schließlich zeigt der Kernapparat Zerfallerscheinungen und es kommt zum Aussterben der Zucht. So konnte Maupas Stylonychia mytilus Ehrbg. durch 316 Generationen, Leucophrys patula Ehrbg. sogar durch 660 am Leben erhalten; aber schließlich gingen sie zugrunde. Dagegen ist der Untergang zu vermeiden, wenn man beim ersten Auftreten der Degenerationserscheinungen die Tierchen zur Konjugation veranlaßt, indem man ihnen die Nahrung entzieht und Individuen einer nicht nahe verwandten Zucht hinzusetzt. — Die Versuche wurden neuerdings an Paramaecium caudatum Ehrbg. durch Calkins wiederholt und es schien, daß die Degeneration sich auch noch durch andere Mittel aufhalten lasse, nämlich durch Änderungen in der Ernährung der Tiere; nach je 120—150 Generationen trat eine Depression in der Zucht ein, die sich durch bestimmte abnorme Erscheinungen an den Individuen ankündigte, aber durch das angegebene Mittel überwunden wurde. Auf solche Weise konnten in 23 Monaten 742 Generationen gezüchtet werden. Schließlich aber ging die Zucht doch zugrunde, ohne daß die seitherigen Mittel halfen, und zwar waren die dem Aussterben vorangehenden Schwächeerscheinungen andere als bei den vorhergehenden Depressionen. Also auch hier das gleiche Ergebnis wie bei Maupas. Man könnte ja einwenden, daß der Versuch nur ein negatives Ergebnis habe, daß das Mittel, auch die letzte Degeneration hintanzuhalten, nur noch nicht gefunden sei; aber die anderen Begleiterscheinungen bei dieser Degeneration lassen auf andere Ursachen schließen — und wenn durch 742 Generationen die Zucht gelang, so muß man wohl zugeben, daß die Lebensbedingungen den Tieren zusagten.

Ein weiterer Beweis aber für die verjüngende Wirkung der Konjugation liegt in

der positiven Angabe, daß von Paramaecium nach der Konjugation in einem Falle 354, in einem anderen 376 Generationen bis zum Eintreten einer Depression erzogen wurden, während sonst zwischen zwei Depressionsperioden nur etwa 120—150 Generationen eingeschaltet waren.

In der gleichen Weise wie die Infusorien in den beschriebenen Versuchen bilden sich die Körperzellen bei den vielzelligen Tieren aus der befruchteten Eizelle durch viele aufeinander folgende Zweiteilungen ohne eingeschaltete Kopulation. Auch hier nimmt nach bestimmter Zeit die Teilungsfähigkeit ab, die Zellen werden durch ihre Tätigkeit abgenutzt, degenerieren und finden keinen Ersatz: die Zellgemeinschaft altert. Die Alterssymptome, wie sie uns besonders vom Menschen geläufig sind, entsprechen der Degeneration, die dem Aussterben einer Infusorienzucht mit verhinderter Konjugation vorausgehen. Die Vermehrung der Epidermiszellen hört auf, die Haut wird dürr und die Neubildung von Haaren ist unmöglich; Wunden verheilen langsam, Knochenbrüche oft gar nicht mehr; die Muskeln werden schwach und die Geistestätigkeiten lassen nach. Schließlich tritt der natürliche Tod ein. Daß bei verschiedenen Tierarten die Teilungsfähigkeit der Zellen verschieden lange anhält, findet seine Parallele darin, daß derselbe Untersucher, Maupas, mit den gleichen Mitteln bei Stylonychia etwa 320, bei Leucophrys dagegen 660 Teilungsfolgen nacheinander erhielt, bis Erschöpfung der Teilungsfähigkeit eintrat. Die Zahl der Zellteilungen, die bei Infusorien ohne eingeschobene Konjugation beobachtet wurden, dürfte bei weitem genügen, den Zellbedarf selbst für einen großen vielzelligen Körper zu liefern; denn durch 320 aufeinander folgende Zweiteilungen bildet sich aus einer Zelle eine Zahl von Zellen, die mit 96 Nullen geschrieben würde, und 660 Zweiteilungen, wie bei Leucophrys, würden eine Zahl mit fast 200 Nullen ergeben.

Knospung und Teilung könnte man dann so auffassen, daß die Teilungsfähigkeit der Körperzellen bei einem Individuum durch dessen Wachstum nicht erschöpft wurde und nun durch weiteres Wachstum über das individuelle Maß hinaus ausgenutzt wird; aber eben deshalb kommen diese Fortpflanzungsweisen nur bei kleinen Formen und Tierarten vor.

Anders als für die Körperzellen liegt die Sache für die Zellen der Keimbahn. Diese haben vom befruchteten Ei durch die Urgeschlechtszelle bis zu ihrer Reife bei weitem weniger Teilungen durchzumachen als die Körperzellen. Die 50000 Eier einer Bienenkönigin gehen durch 16 aufeinanderfolgende Teilungen aus der Urgeschlechtszelle hervor, und um die 340 Billionen Spermazoën, die schätzungsweise ein Mensch während seines Lebens hervorbringt, aus der Urgeschlechtszelle zu produzieren, genügen 45 Zweiteilungen. Das Teilungsvermögen der Keimzellen, speziell der Eier, ist also durchaus nicht erschöpft, um so weniger als bei ihnen keine Abnutzung durch animalische Funktionen eintritt wie bei den Protozoën oder den Körperzellen der Metazoën. Es muß also einen anderen Grund haben, wenn Spermatozoën und Eier zugrunde gehen, wenn es nicht zur Kopulation kommt. Das Spermatozoon hat keine Vorratsstoffe und besitzt nicht die Fähigkeit, sich selbständig zu ernähren. Anders beim Ei; daß das unbefruchtete Ei sich nicht weiter entwickelt, kann seinen Grund nur in einer Hemmung haben, die durch die Befruchtung behoben wird, etwa in einer Stockung des Stoffwechsels oder Ähnlichem. Wir können in dieser Einrichtung eine Sicherung erblicken, wodurch eine Entwicklung ohne Kopulation hintangehalten und damit die Teilungsfähigkeit der Körperzellen erhöht wird.

Ausgenutzt wird die Teilungsfähigkeit der Keimbahnzellen dagegen in Fällen, wo durch mehrere Generationen parthenogenetische Fortpflanzung in periodischem Wechsel mit einer Gamogenese stattfindet. Hier muß mehrmals nacheinander das reife Ei sich weiter

teilen, ohne daß zuvor eine Kopulation eintritt. Wenn wir annehmen, daß bei der Stabheuschrecke Bacillus rossii Fab. in dem Entwicklungsstadium mit etwa 250 Furchungszellen, das ist nach acht Teilungen, sich im Embryo die Urgeschlechtszelle gesondert hat, und daß sich aus dieser etwa 500 Eier entwickeln, wozu 9 Zweiteilungen notwendig wären, so würden in der Entwicklungsfolge der Fortpflanzungszellen von einer Generation zur anderen etwa 17 Zellteilungen aufeinanderfolgen. Setzen wir nun für diese Zellen die Zahl der möglichen Teilungen ohne eingeschobene Kopulation auf etwa 600 an — was in Anbetracht des Fehlens von Abnutzung sehr niedrig gegriffen ist — so wäre die Zahl der Generationen, die mit parthenogenetischer Fortpflanzung aufeinander folgen können, 36; bei der einjährigen Dauer der Generation dieser Tiere wäre also nur alle 36 Jahre das Auftreten von Männchen notwendig. Bei den Blattläusen können jene Zahlen bei der beschränkten Eizahl viel kleiner genommen werden, so daß man für eine Generation in der Keimbahn nur vielleicht 10—12 sukzessive Teilungen anzusetzen braucht; es können sich also noch weit mehr Generationen — bei obiger Annahme von 600 möglichen Teilungen also 60—50 — ohne Eintreten von Gamogonie folgen. Die Parthenogenese spricht also nicht ohne weiteres gegen die Annahme einer beschränkten Teilungsmöglichkeit von Zellfolgen ohne Kopulation; wenn bei Bacillus bisher nur wenige Männchen gefunden, wenn die Blattläuse durch mehrere Jahre in rein parthenogenetischen Generationsreihen gezüchtet sind, so haben diese Angaben keine Beweiskraft gegen jene sonst gut gestützte Hypothese. Es sind noch ausgedehnte Versuche notwendig, um die Verhältnisse völlig klar zu stellen.

Die Erfahrungen bei der oben geschilderten Züchtung von Infusorien eröffnen uns aber noch einen weiteren Ausblick auf das Wesen der Kopulation. Es zeigt sich nämlich, daß nahe Verwandte, d. h. solche Individuen, deren gemeinsamer Vorfahr nur um wenige Teilungen zurückliegt, nicht miteinander konjugieren, auch dann nicht, wenn man sie fasten läßt, was bei Individuen von verschiedener Abstammung sofort Konjugation hervorruft. Nur in schon degenerierten Zuchten finden sich zuweilen Konjugationen; aber diese enden mit dem Tode der beiden Paarlinge. So scheint es also, daß es nicht bloß auf Kopulation zweier Zellen überhaupt bzw. ihrer Kerne, sondern auf eine solche von Zellen bzw. Kernen verschiedener Abstammung ankommt. Es muß ein gewisses Maß von Verschiedenheit vorhanden sein. Wie aber dieses Maß nicht zu gering sein darf, so darf es auch nicht zu groß sein; denn es kopulieren nur Angehörige der gleichen Art miteinander. Ein Optimum der Verschiedenheit der kopulierenden Kerne ist also erforderlich, damit die Kopulation wirklich zu einer Verjüngung des Kernes und damit der Zelle führt.

Für Metazoën ist das Tatsachenmaterial, das man hier anführen kann, recht beschränkt. Bei Besprechung der Zwittrigkeit wurde schon erwähnt, daß vielfach Vorkehrungen getroffen sind, die eine Selbstbefruchtung verhindern; wenn in anderen Fällen Selbstbefruchtung vorkommt, so wird sie doch immer wieder von Fremdbefruchtung unterbrochen und bildet nirgends die ausschließliche Art der Befruchtung. Bei den holzbrütigen Borkenkäfern (z. B. Tomicus lineatus Oliv.) soll die Begattung der Weibchen bereits an ihrer Geburtsstätte durch Männchen von der gleichen Brut stattfinden; aber bei dem dichten Zusammenwohnen, in dem diese Tiere meist vorkommen, wäre ein Eindringen von Nachbarmännchen in die Brutgänge leicht möglich und zeitweilige Fremdbefruchtung wahrscheinlich. Sehr deutlich haben die Erfahrungen der Tierzüchter zu dem Ergebnis geführt, daß die Kopulation nahe verwandter Zellen nicht Verjüngung, sondern Verfall zur Folge hat. Die Tierzüchter müssen nämlich, um ihre Rassen möglichst rein

zu halten, immer wieder Tiere der gleichen Herde miteinander kreuzen, also Eltern mit Kindern oder Geschwister untereinander. Durch diese Inzucht, wie man das nennt, wird bewirkt, daß die guten Eigenschaften der Rasse nicht herabgedrückt werden durch Paarung mit Individuen, bei denen diese Vorzüge in geringerem Maße vorhanden sind. Dabei hat sich herausgestellt, daß fortgesetzte Verwandtenpaarung überall mehr oder weniger schnell zur Degeneration führt: die Konstitution der Jungen wird schwächlich, sie sind im allgemeinen kleiner, bei den Säugern wird die Haut dünn, die Behaarung spärlicher. Bei den verschiedenen Tierarten treten noch besondere Erscheinungen auf: Meerschweinchen werden albinotisch und zeigen Mißbildungen, die Schweine sind an den Beinen gelähmt, bei Hirschen zeigen sich Störungen im Aufbau des Geweihes, bei Bluthunden tritt eine Mißbildung des Schwanzes auf; Kanarienvögel lernen nicht selbständig fressen, Axolotl werden albinotisch. Beim Menschen sollen Kinder verwandter Eltern oft geistige Erkrankungen zeigen. Allgemein wird durch Inzucht die Fruchtbarkeit herabgesetzt.

Dagegen hat die Einführung „frischen Blutes", d. h. die Kreuzung mit nicht verwandten Individuen, womöglich mit solchen einer anderen Rasse der gleichen Art, glänzende Erfolge hinsichtlich der Stärke und Fruchtbarkeit der Nachkommen gebracht. Es sei hier nur ein recht bezeichnendes Beispiel angeführt. Ein Züchter führte aus England eine trächtige Yorkshire-Sau ein, und um die Rasse rein zu halten, ließ er deren Nachkommen sich durch drei Generationen in enger Inzucht vermehren; er bekam aber die Schäden der Inzucht besonders an der Unfruchtbarkeit und Schwäche der Nachkommen deutlich zu spüren. Eines der besten Tiere brachte, mit einem Verwandten gekreuzt, das eine Mal 6, das andere Mal nur 5 schwächliche Junge. Als er aber dasselbe Schwein mit einem Eber von anderer Rasse paarte, brachte es im ersten Wurf 21, im zweiten 19 starke Junge.

Die Notwendigkeit einer gewissen Verschiedenheit zwischen den kopulierenden Kernen liegt vielleicht darin begründet, daß auf diese Weise ein Ausgleich zwischen den zweierlei nach verschiedener Richtung variierenden Keimplasma-Arten stattfindet, während bei verwandten, nach gleicher Richtung variierenden Keimplasmen die Vereinigung zu einer Häufung der Abweichungen führt. Gerade in dem Ausgleich zwischen verschiedenen Keimplasmen liegt vielleicht die Hauptbedeutung der Kopulation und der Grund für ihre verjüngende Wirkung. Aber das sind Vermutungen, für deren exakte Begründung das Tatsachenmaterial fehlt.

f) Die Bestimmung des Geschlechts.

Schließlich drängt sich hier noch eine Frage auf, deren Lösung in alter und neuer Zeit vielfach versucht worden ist, die Frage, wodurch das Geschlecht eines Individuums bestimmt sei. Diese Frage hat nur Sinn in bezug auf getrenntgeschlechtige Tiere; in bezug auf Zwitter besteht sie nicht.

Wir können uns bezüglich der Zeit, wo die Entscheidung über das Geschlecht eines Lebewesens fällt, drei Möglichkeiten denken. Entweder besteht die Geschlechtsbestimmung schon vor der Befruchtung, indem die Geschlechtsprodukte, entweder die Eier oder die Spermatozoën, einen bestimmten geschlechtlichen Charakter haben, der durch das Zusammentreten beider bei der Kopulation nicht geändert wird; die Geschlechtsbestimmung bezeichnet man dann als progam. Oder die Geschlechtsbestimmung geschieht erst mit dem Zusammentreffen der männlichen und weiblichen Geschlechtszellen bei der Befruchtung, sie ist syngam. Drittens ist es auch denkbar, daß im befruchteten Ei noch keine Entscheidung über das

Geschlecht des Individuums getroffen ist, daß vielmehr erst durch äußere Einwirkungen während der Entwicklung des Embryos die Geschlechtsbestimmung stattfindet; sie ist dann epigam. Es ist durchaus nicht notwendig, daß bei allen Lebewesen die Bestimmung des Geschlechts in der gleichen Weise erfolgt; hier kann die eine, dort die andere Möglichkeit verwirklicht sein.

Wir kennen eine kleine Zahl von Fällen, wo wir mit Sicherheit sagen können, daß in den Geschlechtsprodukten das Geschlecht schon bestimmt ist. So kommen bei manchen Tieren größere und kleinere Eier vor, und es entstehen aus den größeren die Weibchen, aus den kleineren die Männchen. Am deutlichsten ist das bei einem kleinen Ringelwurm, Dinophilus apatris Korsch., wo der längere Durchmesser der größeren Eier mehr als doppelt so lang ist als der der kleineren; nach vorausgegangener Befruchtung kommen aus den großen Eiern die Weibchen, aus den kleinen die zwerghaften Männchen. Beim Seidenspinner (Bombyx mori L.) und Schwammspinner (Ocneria dispar L.) kann man die Gelege in größere und kleinere Eier sortieren und die kleineren liefern 88—92% Männchen, die größeren 88—95% Weibchen. Auch bei dem Rädertier Hydatina senta Ehrbg. sind die sich ohne Befruchtung entwickelnden Eier, aus denen Weibchen bzw. Männchen werden, der Größe nach verschieden; ebenso kann man bei der Reblaus (Phylloxera vastatrix Pl.) die parthenogenetisch sich entwickelnden Eier, aus denen die Geschlechtstiere kommen, nach ihrer Größe unterscheiden. Bestimmung des Geschlechts im Ei muß man auch bei solchen parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern annehmen, die unabänderlich das gleiche Geschlecht liefern: durch Dzierzon und von Siebold ist der Nachweis gebracht, den auch neueste Untersuchungen gegenüber Anzweiflung bestätigt haben, daß die Männchen der Bienen ebenso wie die der Hummeln, Wespen und wahrscheinlich auch Ameisen aus unbefruchteten Eiern kommen; in diesen Eiern muß also das männliche Geschlecht vorbestimmt sein. Andere Gliederfüßler und die Rädertiere legen periodenweise nur Eier, die sich ohne Befruchtung zu Weibchen entwickeln; aber unter veränderten Bedingungen können bei ihnen auch Männchen aus unbefruchteten Eiern kommen, und deshalb können wir hier nicht sicher sein, ob das Geschlecht schon im Ei vorgebildet ist oder ob die äußeren Bedingungen einen Einfluß auf die Geschlechtsbestimmung haben.

Viele Forscher haben auf Grund dieser Tatsachen, speziell auf Grund der geschlechtlichen Vorausbestimmung befruchtungsbedürftiger Eier, die Annahme gemacht, daß nur dem Ei ein Einfluß auf die Bestimmung des Geschlechts zukomme, dem Spermatozoon aber ein solcher fehle. Eine solche Ungleichwertigkeit der Geschlechtszellen wäre von vornherein, bei ihrer sonstigen Gleichwertigkeit, nicht sehr wahrscheinlich. Neuere Untersuchungen haben denn auch demgegenüber zu Ergebnissen geführt, aus denen sich die Möglichkeit einer geschlechtlichen Bestimmtheit des Spermatozoons aufs deutlichste ergibt. Bei manchen Wanzen findet man in den Spermatogonien eine ungerade Anzahl von Chromosomen; wenn die Chromosomen verschiedene Größe zeigen, sind alle Chromosomensorten paarweise vorhanden bis auf eines, das Heterochromosom, und bei der Reduktionsteilung der Spermatocyten werden die Chromosomen so verteilt, daß die Hälfte der Samenzellen ein Chromosom mehr bekommt, gerade jenes Heterochromosom. Die reifen Eier jedoch haben die gleiche Chromosomenzahl. Daraus nun, daß in den Körperzellen der weiblichen Tiere ein Chromosom weniger vorhanden ist als in denen der Männchen, ergibt sich, daß die Befruchtung eines Eies durch ein Spermatozoon ohne überschüssiges Chromosom zur Entwicklung eines weiblichen Tieres führt, daß dagegen die Sperma-

tozoën mit Heterochromosom männlich prädestiniert sind und dem Ei diesen Geschlechtscharakter aufprägen.

Nicht bei allen Wanzen geschieht die Spermatogenese nach dem eben geschilderten Typus. Bei manchen ist neben dem Heterochromosom noch das Rudiment eines Chromosoms vorhanden, das dem Heterochromosom gleichsam gepaart ist und bei der Reduktionsteilung dementsprechend verschoben wird, so daß die zweite Art von Spermatozoën anstatt des Heterochromosoms dies Rudiment erhält. Bei noch anderen ist die Chromosomenzahl gerade, alle Samenzellen bekommen die gleiche Zahl von Chromosomen. Dies letztere dürfen wir wohl als den ursprünglichen Zustand ansehen, von dem aus durch Rudimentierung und schließliches Schwinden des Chromosoms die beiden anderen sich ableiten. Aber es ist wahrscheinlich, daß durch das Schwinden des Chromosoms die Verschiedenheit der zweierlei Spermatozoën nicht erst entstanden, sondern nur sichtbar geworden ist, daß sie aber auch dort schon im Wesen verschieden sind, nur für uns nicht wahrnehmbar, wo alle Spermatozoën die gleiche Zahl von Chromosomen bekommen.

Die verschiedene Größe der Eier ist wahrscheinlich nur eine äußerliche Begleiterscheinung der verschiedenen geschlechtlichen Bestimmung und nicht die wesentliche Ursache für diese; gerade die weibliche Veranlagung bewirkt im Ei schon ein stärkeres Wachstum. Die verschiedene Chromosomenzahl der Kerne bei den Samenzellen kann man dagegen eher mit der verschiedenen Geschlechtlichkeit in unmittelbaren Zusammenhang bringen, da wir ja die Chromosomen als wahrscheinliche Anlagenkomplexe kennen gelernt haben. Es sind dafür noch weitere Anhaltspunkte vorhanden. Bei der parthenogenetisch erzeugten zweigeschlechtlichen Generation der Reblaus (Phylloxera) findet man in den Körperzellen der Weibchen 6, in denen der Männchen 5 Chromosomen; hier müssen also schon die unbefruchteten Eier 6 bzw. 5 Chromosomen gehabt haben, und die Geschlechtsbestimmung dürfte mit der Verschiedenheit der Chromosomenzahl eng zusammenhängen. Bei der Spermatogenese teilt sich die Spermatocyte in 2 Tochterzellen von verschiedener Größe, deren größere 3, deren kleinere 2 Chromosomen besitzt; die kleineren Zellen degenerieren, die größeren teilen sich ein zweites Mal zu zwei Samenzellen, deren jede somit 3 Chromosomen erhält. Da bei der Reifung der Eier die Chromosomenzahl auf 3 reduziert war, wird sie durch die Befruchtung mit diesen Spermatozoën wieder auf 6 ergänzt: die aus den befruchteten Eiern hervorgehende Reblausgeneration stimmt in der Chromosomenzahl mit ihren Müttern überein, und in Übereinstimmung damit sind es lauter Weibchen. Ganz ebenso liegen die Verhältnisse bei der Blattlaus Aphis saliceti Kltb.

So kennen wir Fälle, wo das Geschlecht im Ei vorbestimmt ist und das Spermatozoon keinen Einfluß auf dessen Bestimmung hat, wie bei Dinophilus, und andrerseits solche, wo die Eier gleich sind, die Geschlechtsbestimmung aber durch die verschiedene Beschaffenheit des Chromatins in den Spermatozoën geschieht, wie bei den Wanzen. Wir könnten annehmen, daß im ersteren Falle die Spermatazoën, im letzteren die Eier indifferent sind; es ist aber wahrscheinlicher, daß sie auch eine bestimmte geschlechtliche Tendenz haben und nur durch die mit ihnen kopulierende Geschlechtszelle umgestimmt werden, daß also die Geschlechtsbestimmung nicht progam, sondern syngam wäre. Das würde uns eine Erklärung für die Verhältnisse bei der Honigbiene geben: hier entwickeln sich ja die unbefruchteten Eier parthenogenetisch zu Männchen, die befruchteten Eier liefern weibliche Tiere, Königinnen oder Arbeiter man mußte danach annehmen,

daß alle Eier eine männliche Tendenz haben, aber durch die Befruchtung weiblich umgestimmt werden. Die auch mögliche Annahme, daß männlich und weiblich veranlagte Eier vorhanden seien und letztere zugleich befruchtet werden, verträgt sich nicht damit, daß aus allen von Arbeitern nach Verlust der Königin abgelegten unbefruchteten Eiern nur Männchen kommen. Es wäre dann nur eine Art von Spermatozoën bei der Biene (und ebenso bei Hummel und Wespe) vorhanden. Nun hat Meves beobachtet, daß bei der Spermatogenese der Biene die Spermatocyte sich in zwei ungleiche Zellen teilt, wovon die kleinere zugrunde geht; das erinnert auffällig an die Degeneration der kleineren Tochterzellen der Spermatocyten bei Phylloxera und Aphis saliceti Kltb., wo ja auch nur weiblich gestimmte Spermatozoën übrig bleiben; allerdings sind bei der Biene die Chromosomenzahlen jener Zellen nicht festgestellt, so daß ein sicherer Anhalt fehlt.

Bei der geringen Zahl der Tatsachen, die bis jetzt für die Frage der Geschlechtsbestimmung zu Gebote stehen, greifen wir auf das Gebiet der Botanik hinüber, wo durch vorzüglich durchdachte Versuche ein ausgezeichneter Beitrag zur Lösung dieser Fragen geliefert ist; er bietet zu den mehr morphologischen Tatsachen, die uns die Zoologie liefert, eine willkommene Ergänzung. Correns suchte die Frage zu lösen durch Kreuzung zweier verwandter Arten der Zaunrebe (Bryonia), von denen die eine, Bryonia dioica Jacq., zweihäusig ist, d. h. gesonderte männliche und weibliche Individuen hat, während die andere, Bryonia alba L., einhäusig männliche und weibliche Blüten auf derselben Pflanze trägt, also mit den tierischen Zwittern verglichen werden kann. Die befruchtete Keimzelle, aus der die einhäusige Br. alba kommt, besitzt keine besondere geschlechtliche Tendenz, und ebenso wird diese bei den Keimzellen fehlen, die auf ihr entstehen. Dagegen haben die befruchteten Keimzellen von Br. dioica bald männliche, bald weibliche Tendenz, und es ist auch eine geschlechtliche Veranlagung der auf ihr erzeugten Keimzellen anzunehmen. Die beiden Arten wurden auf dreierlei Weise gekreuzt, mit verschiedenem Erfolg: bestäubt man die Blüten eines weiblichen Stockes von Bryonia dioica mit Pollen von Br. alba, so ergaben die Bastardsamen lauter weibliche Pflanzen; es müssen also die Eier von Br. dioica weiblich vorbestimmt sein, da wir die zur Bestäubung verwendeten Pollen der einhäusigen Br. alba für indifferent halten müssen. Bestäubt man dagegen die Blüten einer weiblichen Br. dioica mit Pollen eines männlichen Stockes derselben Art, so geben die Samen zur Hälfte männliche, zur Hälfte weibliche zweihäusige Pflanzen; bestäubt man weiter weibliche Blüten von Br. alba mit Pollen von Br. dioica, so sind die aus den Bastardsamen hervorgehenden Pflanzen zur Hälfte männlich, zur Hälfte weiblich. Daraus muß man folgern, daß die männlichen Keimzellen von Br. dioica zur Hälfte männliche, zur Hälfte weibliche Veranlagung haben. Die Geschlechtsbestimmung geschieht hier mit der Befruchtung, indem die geschlechtliche Tendenz der männlich gestimmten Pollenzellen über die weibliche Veranlagung der dioica-Eier überwiegt, während die weiblich gestimmten Pollenzellen natürlich keine Änderung der ebenso gestimmten Eizellen bewirken. Wir erhalten also beim Zusammenkommen von männlicher und weiblicher Tendenz von beiderlei Keimzellen nicht eine Zwischenform, die sowohl männlich wie weiblich, also zwitterig ist; sondern wie bei mendelnden Bastarden dominiert das eine Merkmal über das andere. Dabei ist es durchaus nicht notwendig, daß dieses Dominieren überall in der gleichen Weise erfolgt: hier dominiert die Veranlagung der männlichen Keimzelle über die der weiblichen; bei Dinophilus dominieren die Tendenzen der Eier über die der Spermotozoën — wenn wirklich diese eine ge-

schlechtliche Veranlagung haben; wenn unsere obige Annahme bezüglich der Honigbiene richtig ist, so dominiert dort die weibliche Bestimmtheit des Spermatozoons über die männliche des Eies. Die jedesmalige „Kraft" der geschlechtbestimmenden Tendenzen ist nach den Arten verschieden.

Es fällt also in den Beispielen gamogenetischer Fortpflanzung die Entscheidung über das Geschlecht durch die Befruchtung, also syngam, während sie ja bei der Parthenogenese progam durch die geschlechtliche Stimmung des Eies gegeben ist. Für das Vorkommen einer epigamen Geschlechtsbestimmung haben wir keinen Anhalt. Wohl aber kennen wir Tatsachen, die uns zu der Erwägung nötigen, ob die Geschlechtstendenzen der Keimzellen bei ihrer Entstehung im elterlichen Körper durch äußere Einflüsse bestimmt werden können. Blattläuse z. B. können bei gleichmäßiger Temperatur, wie in Gewächshäusern, lange Zeit hindurch ununterbrochen nur Weibchen hervorbringen, die sich natürlich parthenogenetisch fortpflanzen; im Freien dagegen bewirkt die Herabsetzung der Temperatur im Herbst, oder vielleicht die damit verknüpfte Änderung in der Ernährung, daß die parthenogenetischen Weibchen männliche und weibliche Nachkommen gebären oder, bei Phylloxera, männliche und weibliche Eier legen. Den Unterschied dieser Eier in der Chromosomenzahl haben wir oben schon erörtert; es ist wahrscheinlich, daß dieser durch die äußere Einwirkung herbeigeführt oder doch wenigstens ausgelöst worden ist. Ebenso kann bei Daphniden das Auftreten von Männcheneiern neben Weibcheneiern durch Temperatureinflüsse bewirkt werden, und die gleiche Beeinflussung des Geschlechts kennen wir für Hydatina senta Ehrbg. (Genauere Angaben darüber bringt der 2. Band.) Dies alles sind parthenogenetisch sich entwickelnde Männcheneier. Aber auch bei Dinophilus mit befruchtungsbedürftigen Eiern wird deren Geschlechtstendenz durch die Temperatur beeinflußt: züchtet man die Tiere bei 10—12° C, so verhält sich die Zahl der Männcheneier zu der der Weibcheneier wie 1 : 3, züchtet man sie bei 25°, so ändert sich das Verhältnis und wird 1 : 1,75, ja zuweilen sogar 1 : 1.

Nach den Experimenten R. Hertwigs an Fröschen scheint eine Umstimmung der geschlechtlichen Veranlagung auch durch ungenügende Reife oder Überreife der Eier herbeigeführt zu werden; wenigstens erhielt er, speziell bei der Befruchtung übereifer Eier, einen sehr beträchtlichen Überschuß an Männchen. Allerdings läßt die Erfahrung, daß bei manchen Bastardierungen von Schmetterlingen oder bei Hungerzuchten von solchen ein beträchtlicher Männchenüberschuß durch vorzeitiges Absterben der weiblichen Individuen wegen ihrer geringeren Widerstandskraft zustande kommt, auch hier die Möglichkeit zu, daß der Männchenüberschuß bei solchen Zuchten durch ähnliche Verhältnisse bedingt wird.

Nach einer Anzahl von Beobachtungen hat es also den Anschein, daß die Entscheidung über die geschlechtliche Stimmung der Keimzelle mit der Beschaffenheit ihres Kernes zusammenhängt. Die Besonderheit des Kernes, die geringere Anzahl von Chromosomen, tritt bei der Wanze Protenor, sowie bei den Blattläusen Phylloxera und Aphis saliceti Kltb. nicht bloß in den Zellen der Keimbahn, sondern auch in den Körperzellen auf. Wieweit ähnliche Verhältnisse verbreitet sind, muß die weitere Untersuchung zeigen. Jedenfalls ergibt sich hieraus, daß sich bei solchen Formen die geschlechtliche Sonderung nicht bloß auf die Keimzellen erstreckt, sondern daß jede Körperzelle geschlechtlich differenziert ist. Zu diesem Ergebnis führte schon die Betrachtung der Kastrationsversuche und ihrer Einflüsse auf die sekundären Geschlechtsmerkmale, besonders bei den Insekten. Vielleicht hängt damit eine Erscheinung zusammen, die gelegentlich bei Gliederfüßlern

auftritt, die Erscheinung der lateralen Zwitter: bei Krebsen, Spinnentieren und besonders bei Insekten trifft man zuweilen Individuen, die auf der einen Seite die Merkmale des Männchens, auf der anderen die des Weibchens aufweisen, genau in der Mittellinie stoßen beide zusammen. Auch eine Anzahl Vögel mit solcher Zwitterbildung ist bekannt geworden, z. B. ein Buchfink und ein Gimpel. Dabei gehören allerdings die Gonaden oft nur einem Geschlecht an. Man kann sich das vielleicht so erklären, daß der Samen- und Eikern von verschiedener geschlechtlicher Stimmung sich in der befruchteten Eizelle nicht vereinigt haben, sondern gesondert zu den Kernen der beiden ersten Furchungszellen geworden sind, wobei jeder seine geschlechtliche Tendenz der entsprechenden Hälfte des Tieres aufprägt. Daß solche laterale Zwitter besonders häufig bei Bastardierung von Schmetterlingen vorkommen, ist dazu angetan, die Annahme solcher Unregelmäßigkeiten zu stützen. Ja, es gibt sogar laterale Zwitter, deren Hälften nicht bloß nach dem Geschlecht, sondern auch nach der Artzugehörigkeit verschieden sind. Ein solcher ist z. B. von Smerinthus ocellata L. × Sm. populi L. bekannt: er ist rechterseits Sm. ocellata ♂, linkerseits Sm. populi ♀; anatomisch wurde das Tier leider nicht untersucht.

Es sind außerdem zahlreiche Versuche gemacht, das Überwiegen des einen oder anderen Geschlechtes unter den Nachkommen höherer Tiere, speziell des Menschen und der Haustiere, auf verschiedenartige Einflüsse zurückzuführen. Man hat vor allem das Alter der Eltertiere, ihre geschlechtliche Inanspruchnahme, dann aber auch Inzucht, gute oder mangelhafte Ernährungsverhältnisse zur Bestimmung des Geschlechts in Beziehung zu setzen gesucht. Aber die Begründungen, die dafür ins Feld geführt wurden, müssen als durchaus ungenügend zurückgewiesen werden. Die statistischen Erhebungen sind zu wenig sicher und liefern oft widersprechende Ergebnisse, und exakte Versuche an Mäusen, die O. Schultze angestellt hat, konnten die Berechtigung jener Annahmen in keiner Weise stützen. So gehen wir hier nicht näher darauf ein.

C. Entwicklung.

1. Furchung und erste Entwicklung.

Das befruchtete Ei eines vielzelligen Tieres stellt eine einzige Zelle vor, und damit aus ihm wiederum ein vielzelliges Tier hervorgehen kann, muß es sich fortgesetzt teilen. Die Veränderungen, die dabei äußerlich am Ei vor sich gehen, waren für das Froschei schon beobachtet, ehe man die Zusammensetzung der Pflanzen und Tiere aus Zellen erkannt hatte; sie waren daher nicht in ihrer wahren Bedeutung gewürdigt. Die Teilungen lassen sich äußerlich durch Auftreten von Furchen auf der Oberfläche des Eies erkennen (Abb. 347), und so erhielten diese Teilungserscheinungen den Namen Furchung, den sie bis heute beibehalten haben. Danach findet man die Teilungsebenen als Furchen, die einzelnen durch die Teilung entstandenen Zellen als Furchungskugeln oder Furchungszellen bezeichnet; wir werden für die letzteren meist den Namen Blastomeren gebrauchen.

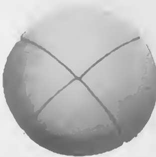


Abb. 347. Froschei in Furchung, nach der zweiten Teilung (4-Blastomerenstadium) von oben.

Am einfachsten läßt sich die Furchung an kleinen Eiern verfolgen, wie sie etwa die Stachelhäuter oder der Amphioxus haben; der letztere soll hier als Beispiel dienen (Abb. 348). Die beiden ersten Furchen stehen zueinander senkrecht und schneiden sich in

einer Achse, die zu dem Ei stets eine bestimmte Lage hat; man bezeichnet diese Furchen, im Vergleich mit den Liniensystemen auf einem Erdglobus, als meridionale. Die dritte Furche steht senkrecht zur Achse (C) und schneidet die beiden ersten unter rechtem Winkel; sie heißt entsprechend äquatoriale Furche, auch wenn sie die Achse nicht genau halbiert, sondern dem einem Pole näher liegt. Es folgen dann wieder meridionale und weiterhin äquatoriale Furchen, so daß die Teilstücke immer kleiner werden. Dabei bleiben infolge der nicht genau zentralen Lage der äquatorialen Furche die Blastomeren an dem einen Pol dauernd kleiner als die an dem anderen (D). Die beiden ersten Furchungszellen, die je eine Hälfte des Eies ausmachen, heißen Halbblastomeren, die vier ersten Viertelblastomeren; die aus der dritten Teilung hervorgehenden heißen ebenso Achtelblastomeren, auch wenn nicht jede genau ein Achtel des Eies beträgt, sondern vier davon kleiner, vier größer sind, und so spricht man weiter von $^1/_{16}$-, $^1/_{32}$-Blastomeren.

Die Blastomeren behalten aber nicht die Gestalt von Halb-, Viertel-, Achtel- usw. Kugeln, sondern runden sich ab. Dadurch entsteht im Innern des Blastomerenhaufens ein Hohlraum, der sich mehr und mehr vergrößert; anfangs steht er mit der Umgebung noch in offener Verbindung, schließlich aber wird er ganz von den Blastomeren umschlossen, die ihn als einschichtige, epithelartige Lage umgeben: es ist die Furchungshöhle oder das Blastocoel. Die so entstandene Hohlkugel, die Blastula (Abb. 348 E), verläßt bei manchen Tieren die Eihülle als freischwimmende Larve, deren jede Zelle eine Wimper trägt, und bewegt sich selbständig umher; beim Amphioxus geht die Entwicklung noch einige Zeit innerhalb der Eihülle fort. Nach weiteren Teilungen kommt es zu einer Einstülpung der Hohlkugel von dem einen Pole her, wo die Blastomeren etwas größer sind. Der Erfolg der vollendeten Einstülpung ist eine Larve von der Form eines doppelwandigen Bechers, die sogenannte Gastrula (Abb. 348 F). Die eingestülpte Zellmasse begrenzt den Darm dieser Larve, den „Urdarm"; seine Wandung übernimmt ausschließlich die Aufnahme der Nahrung und sorgt für die Ernährung des Ganzen; die Einstülpungsöffnung ist der Urmund oder Blastoporus. Die Wimperzellen der Außenwand aber sorgen für die Bewegung; sie treiben die Larve nach dem Ausschlüpfen mit dem aboralen, d. h. dem Urmund gegenüberliegenden Pole nach vorn; durch ihre Wimpertätigkeit werden zugleich kleinste im Wasser schwebende Teilchen gegen den Mundpol gestrudelt und gelangen so in den Urdarm. Es haben also von den acht Blastomeren nach der dritten Furchungsteilung die vier größeren in der Hauptsache das Material für den Ur-

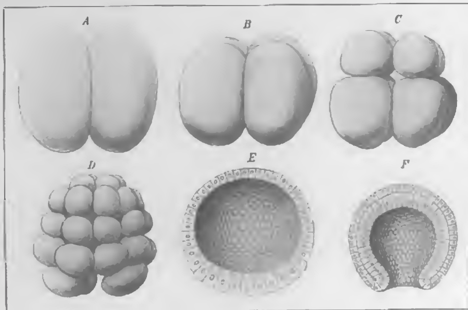


Abb. 348. Von der ersten Entwicklung des Amphioxus-Eies. A—D Zwei-, Vier-, Acht- und Zweiunddreißig-Blastomeren-Stadium. E Blastula und F Gastrula, halbiert.

darm geliefert, die vier kleineren das für die äußere Bedeckung der Larve; da jener die vegetativen Verrichtungen der Larve, die Ernährung, dieser die animalen Verrichtungen, Bewegung und Sinnestätigkeit obliegen, bezeichnet man wohl auch die Eihälfte mit den größeren Blastomeren als die vegetative, die mit den kleineren als animale, und die Eiachse hat einen vegetativen und einen animalen Pol.

Durch die Einstülpung des Urdarms ist in der Larve die erste Arbeitsteilung eingetreten, es haben sich die einfachsten Organe gebildet. Das Zellenmaterial, aus dem die äußere Bedeckung besteht, wird als äußeres Keimblatt oder Ektoderm, das Zellenmaterial des Urdarms als inneres Keimblatt oder Entoderm unterschieden. Da sich aber vom Urdarm später noch eine Zellmasse abfaltet und sich zwischen den Urdarmrest und das Ektoderm einschiebt, so muß man die ursprüngliche Masse desselben als primäres Entoderm von dem später verminderten, dem sekundären Entoderm und der mittleren Masse, dem Mesoderm, unterscheiden. So kommt es zur Sonderung der Keimblätter. Die so beschaffene Larve hat schon eine längliche Form und bildet sich durch immer fortschreitende Differenzierung auf größeren oder geringeren Umwegen zum jungen Tier um.

In ähnlicher Weise wie es hier für den Amphioxus geschildert wurde, verläuft die erste Entwicklung bei sehr vielen Eiern, aber nur bei kleineren, in denen wenig Nahrungsdotter enthalten ist, und auch da durchaus nicht bei allen gleich; so geschieht z. B. bei den Fadenwürmern die Teilung des Eies in eine animale und eine vegetative „Hälfte“ schon durch die erste Furche. Stets aber wird das Furchungsbild verändert, wenn die Menge des Nahrungsdotters im Ei größer wird.

Bei den kleinen Eiern mit wenig Nahrungsdotter sind die Dotterkörnchen meist ziemlich gleichmäßig im Ei verteilt (sogenannte isolecithale Eier); nur sind sie am vegetativen Pol etwas reichlicher als am animalen. Wo das Ei durch reichliche Dottermassen größer wird, macht sich meist eine schärfere Scheidung von Dotter und Eiprotoplasma geltend. Es sind dann verschiedene Typen der Dotteranordnung möglich: entweder findet eine starke Anhäufung des Nahrungsdotters am vegetativen Pole statt, und die Hauptmasse des Protoplasmas (Amphibien), unter Umständen alles Protoplasma (Knochenfische, Sauropsiden) ist an dem animalen Pole gelegen: das sind sogenannte telolecithale Eier; oder es sammelt sich der Dotter im Zentrum des Eies und wird von dem Protoplasma wie von einer Rinde umgeben: diese Eier heißen centrolecithal; sie kommen z. B. bei Rippenquallen und Gliederfüßlern vor.

Der Dotter ist eine tote Masse, ohne eigene Bewegung, und wird daher bei den Teilungen passiv, als Last, von dem Protoplasma des Eies mitgeschleppt. Wenn nun in einem Teile der Zelle der Dotter reichlicher ist, wie bei den telolecithalen Eiern am vegetativen Pol, so werden bei der äquatorialen Teilung die Teilungshälften dort größer werden: sie bekommen etwa gleichviel Protoplasma wie die Schwesterzellen der animalen Seite, aber dazu noch den Dotter; die Furchungshöhle ist dem entsprechend gegen den animalen Pol verschoben; die Teilung ist eine ausgesprochen ungleiche, eine „inäquale.“ Ferner wird durch die hemmende Last die Teilung des Dotters dort etwas behindert; die Teilungsfurche schneidet nicht auf einmal ganz durch, sondern in der vegetativen Eihälfte verzögert sich die Trennung der Blastomeren. Ja, es kann sogar der Dotter so das Übergewicht haben, daß es in diesem Abschnitt überhaupt nicht zur Teilung des Eies kommt: die Furchen schneiden nur von der animalen Seite her ein, aber sie schneiden nicht durch; die Furchung wird zu einer partiellen. Es liegt in äußerster Fortführung dieses Verhaltens der gefurchte animale Teil als „Keimscheibe“ der ungefurchten

vegetativen Masse auf; die Furchung ist eine scheibenförmige, diskoidale. Ähnlich kann es bei den centrolecithalen Eiern sein, wo bei großem Dotterreichtum die Furchen zwar auf der ganzen Oberfläche entstehen, aber nicht bis zum Zentrum durchdringen; die Furchung ist eine oberflächliche, superficielle.

Aus diesen Angaben läßt sich schon entnehmen, daß die Unterschiede einerseits zwischen der totalen äqualen Furchung kleiner dotterarmer Eier und der totalen inäqualen und partiellen diskoidalen Furchung, andererseits zwischen der totalen, äqualen und der superficiellen Furchung nur quantitative sind, und es kommen dementsprechend überall Übergänge vor. So haben wir in der Reihe der Fische (Abb. 349) bei den Neunaugen (A) eine ausgesprochen inäquale Teilung, bei der aber die Furchen noch ganz durchschneiden; bei den dotterreichen Eiern des Störs (B) erreichen die Furchen den vege-

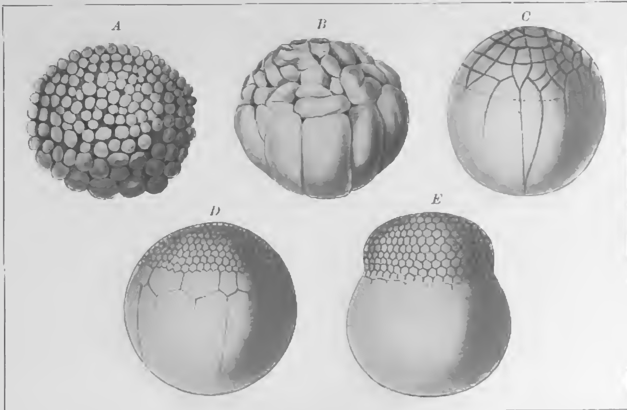


Abb. 349. Gefurchte Eier vom Neunauge (*A*). Stör (*B*), Amia (*C*), Lepidosteus (*D*) und einem Knochenfisch, Crenilabrus (*E*). Verschieden vergrößert. Nach Kupffer, Salensky, Whitman und Eycleshеimer, Balfour und Parker, Kopsch.

tativen Pol viel langsamer. Noch mehr verlangsamt ist das Durchschneiden der Furchen bei dem Knochenganoiden Amia (C) wo einige den Pol nicht mehr ganz erreichen; bei einem anderen Knochenganoiden, Lepidosteus (D), bleibt der vegetative Pol ungefurcht, immerhin aber dringen die Hauptfurchen noch ziemlich weit gegen ihn vor; schließlich ist es bei den Kochenfischen (E) nur eine vom Dotter gesonderte Protoplasmascheibe, die gefurcht wird. So sind alle Übergänge von totaler zu ausgesprochen diskoidaler Furchung vorhanden. — Von zentrolecithalen Eiern furcht sich das Ei der Rippenquallen total. Unter den Gliederfüßlern dagegen ist fast durchweg die superficielle Furchung verbreitet. Bei manchen Krebschen (Daphniden) aber, deren dotterreichere Wintereier sich superficiell furchen, sehen wir an den dotterärmeren Sommereiern anfangs eine totale äquale Furchung, die aber in späteren Stadien zu einer superficiellen wird dadurch, daß die dotterreichen Innenenden der Blastomeren wieder zusammenfließen.

Da der Dottergehalt der Eier etwas Sekundäres ist, so dürfen wir mit Recht annehmen, daß dotterarme Eier die ursprünglichere Form darstellen und auch in ihrer Furchung und Entwicklung ursprünglichere Verhältnisse darbieten als die dotterreichen, und daß die Vorgänge bei den letzteren sich auf jene zurückführen lassen. Die vielen Übergänge, die von den Extremen der diskoidalen und superficiellen Furchung zu dem gemeinsamen Ausgangspunkt, der totalen äqualen Furchung führen, sprechen sehr zugunsten jener Annahme. Dazu kommt, daß dotterarme Eier mit totaler, nahezu äqualer Furchung in allen Tierkreisen verbreitet sind, während Eier mit diskoidaler Furchung nur bei den Tintenfischen und vielen Wirbeltieren, solche mit superficieller Furchung nur bei den Gliederfüßlern vorkommen.

Es wäre noch kurz zu betrachten, wie die Bildung des doppelwandigen Keims, die Gastrulation, bei den Eiern mit reichlichem Dottergehalt vor sich geht. Bei den centrolecithalen Eiern widersetzt sich die das Innere ganz erfüllende Dottermasse, die die Stelle der Furchungshöhle einnimmt, der Einstülpung des Urdarms. Dies Hindernis sehen wir bei manchen Formen in der Weise beseitigt, daß die Zellen des Urdarms bei der Einstülpung den Dotter gleichsam durch sich hindurchfiltrieren, indem sie ihn aufnehmen und an der entgegengesetzten Seite in sich aufspeichern (Abb. 350 A); es kommt auch vor, daß die zum Urdarm werdenden Zellen sich trennen und gleichsam ausgeschwärmt, aber mit gleicher Front durch den Dotter hindurch wandern, der dadurch ins Innere des Urdarms gelangt; andre Abänderungen, die den gleichen Erfolg haben, mögen unerwähnt bleiben. Aber bei vielen sehr dotterreichen Eiern, besonders bei denen der Insekten, sind die Verhältnisse so durchaus abweichend, daß eine Übereinstimmung in ihrer Deutung zurzeit nicht besteht. Ähnliches finden wir bei den dotterreichsten telolecithalen Eiern. In manchen Fällen, z. B. bei Rippenquallen oder manchen Würmern, entsteht der doppelwandige Keim so, daß die großen und dotterreichen vegetativen Blastomeren, die unmöglich in die Furchungshöhle eingestülpt werden könnten, von den kleinen Blastomeren des animalen Pols umwachsen werden (Abb. 350 B). Bei den Amphibieneiern ist zwar die Einstülpung völlig deutlich, aber ihre Stelle ist nicht die Mitte des vegetativen Pols, sondern der Rand, wo der dünnere Teil der Furchungshöhlenwand in den dickeren übergeht, und die Gastrulabildung wird erst vollendet dadurch, daß die kleinen Furchungszellen die großen vegetativen völlig umwachsen. Bei Reptilien nimmt man

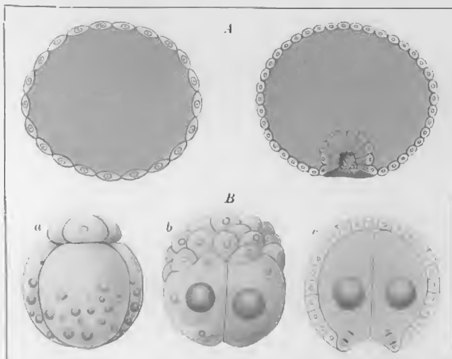


Abb. 350. Gastrulabildung. A bei einem superficiell gefurchtem Ei (z. B. Flußkrebs), in dem die vegetativen Blastomeren den Dotter auffressen und so in den Urdarm befördern und B durch Umwachsung der großen vegetativen Blastomeren (die hier zahlreiche kleine, später einen großen Fetttropfen enthalten) durch die kleinen animalen Zellen, bei Bonellia, a und b in Aufblick, c im Durchschnitt — A nach Lang, B im Anschluß an Spengel.

mit Wahrscheinlichkeit eine Einstülpung nahe dem Rande der Keimscheibe als Urdarmbildung an, und das würde dann auch für die Vögel und Säuger gelten; aber diese Deutung ist nicht unbestritten; jedenfalls verzögert sich die Vollendung der Gastrulation auch hier, bis der Dotter völlig von den Furchungszellen umwachsen ist. Bei den Tintenfischen ist ebenfalls die Frage der Gastrulabildung noch sehr wenig geklärt. Dotterreichtum der Eier führt überall dazu, daß die klaren Verhältnisse verwischt werden, die sich bei der Entwicklung dotterarmer Eier so leicht verfolgen lassen.

In der Mehrzahl der Fälle läßt sich Furchung und Gastrulabildung auf solch einfache Vorgänge zurückführen, wie sie oben vom Amphioxus geschildert wurden. Das drängt zu der Ansicht, daß diese Vorgänge deshalb so große Ähnlichkeit zeigen, weil sie von gemeinsamen Vorfahren ererbt wurden. Sie gewinnen damit für uns an Bedeutung: sie stellen annähernd die Wiederholung von Zuständen dar, auf denen die Vorfahren dauernd stehen blieben. Ja, wir haben sogar jetzt noch Lebewesen, die zeitlebens eine so einfache Organisation bewahren wie die Entwicklungszustände höherstehender Tiere. Das „Kugeltierchen" Volvox (Abb. 13 S. 35) hat etwa den Bau einer Blastula; in der Gastrula aber kann man das Urbild einfach sackförmiger Tierkörper mit lediglich zwei Keimblättern erkennen, wie wir sie in den Coelenteraten noch vor uns sehen: die Gastrulalarve wäre demnach die Wiederholung eines coelenteratenähnlichen Vorfahrenzustandes der Tiere mit drei Keimblättern; Häckel hat diesem hypothetischen Ahnen den Namen Gastraea gegeben, und die Theorie heißt daher Gasträatheorie.

Wenn uns auch die Gasträatheorie gut begründet erscheint, so darf doch nicht verschwiegen werden, daß sich nach den jetzigen Kenntnissen durchaus nicht bei allen Tieren die Erscheinungen der frühesten Entwicklung ohne Zwang in dies Schema pressen lassen. Gerade bei den niedersten Metazoën, den Coelenteraten, geschieht die Bildung des doppelwandigen Keimes nicht durch Einstülpung, sondern auf einem wahrscheinlich ursprünglicherem Wege, durch Einwucherung von Blastomeren in die Gastrulahöhle am vegetativen Pol; die Einstülpung läßt sich als gleichzeitige Einwucherung der vegetativen Blastomeren auffassen. Bei manchen Tieren aber kommt eine Gastrulalarve oder eine solche, die sich leicht auf sie zurückführen ließe, gar nicht vor, so z. B. bei den Fadenwürmern; von dem Verhalten der dotterreichsten Eier, das ja sicher sehr abgeleitet ist, sehen wir dabei ab.

Wenn schon die Sonderung von Ektoderm und primärem Entoderm nicht überall ganz gleichmäßig stattfindet, so sind die Unterschiede betreffs der Entstehung des Mesoderms noch weit größer. Während manche glauben, eine einheitliche Entstehung dieses Keimblatts durch die ganze Tierreihe unter bestimmter Deutung der Tatsachen vertreten zu dürfen, sprechen andre dem Mesoderm den Charakter eines besonderen Keimblatts ganz ab und sagen, daß die so zusammengefaßten Gebilde teils vom Ektoderm, teils vom Entoderm abzuleiten sind. Die Erörterung dieser Streitfragen aber führt uns hier zu weit von unserm Ziele ab.

Nachdem die Urorgane des Embryos angelegt sind, beginnt in ihnen die Sonderung der Gewebe. Zugleich aber geht die morphologische Ausbildung weiter, indem die Körperform der Larve oder des jungen Tieres hervortritt. Auch da ist wiederum der Dottervorrat des Eies von wesentlich abänderndem Einfluß. Bei Dotterarmut bildet sich das ganze Ei zur Larve um wie das beispielsweise bei Amphioxus der Fall ist (Abb. 357 B). Bei sehr dotterreichen Eiern aber wird der Keim nur auf einem Teil der Oberfläche angelegt, und eine Anzahl der durch die Furchung und weitere Teilungen entstehenden Zellen dient lediglich zur Bewältigung und Verarbeitung des Dotters und geht nicht in

den Aufbau des Embryos ein. Die Embryonen erscheinen durch den Dotter mannigfach in ihrer Gestalt beeinträchtigt: beim Feuersalamander und noch mehr bei der Forelle (Abb. 351 A) trägt der Embryo einen großen Dottersack am Bauch, da sich seine Rückenseite zuerst aus dem Ei herausmodelt; der Flußkrebs (Abb. 351 B), bei dem sich die Bauchseite zuerst anlegt, trägt den Dottersack auf dem Rücken. Ja, bei den dotterreichsten Eiern sind die Keime zuerst nur kleine, ganz flache Gebilde, die sich kaum von der Oberfläche abheben und einen Anhang der Dotterkugel des Eies bilden; die hier abgebildeten Entwicklungsstufen des Tintenfisches (Abb. 351 C und D) zeigen dies deutlicher als eine lange Schilderung. Der Darm der Forelle oder des Hühnchens z. B.

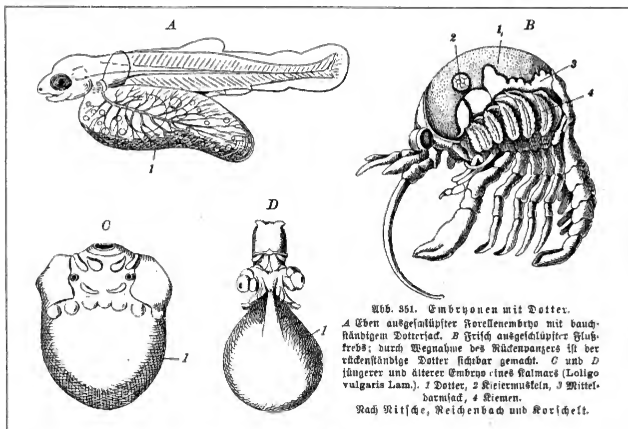


Abb. 351. Embryonen mit Dotter.
A Eben ausgeschlüpfter Forellenembryo mit bauchständigem Dottersack. *B* Frisch ausgeschlüpfter Flußkrebs; durch Wegnahme des Rückenpanzers ist der rückenständige Dotter sichtbar gemacht. *C* und *D* jüngerer und älterer Embryo eines Kalmars (Loligo vulgaris Lam.). *1* Dotter, *2* Kiefermuskeln, *3* Mitteldarmsack, *4* Kiemen.
Nach Ritsche, Reichenbach und Korschelt.

ist zunächst kein geschlossenes Rohr, sondern liegt mit seiner Innenfläche der Dotterkugel flach auf und umwächst sie erst nach und nach. Die Größe und Gestalt des Eies ist also auf die Anlage des Embryos von bedeutendem Einfluß: das Ei ist gleichsam „eine Form, der sich der Embryo anzupassen hat."

2. Evolution und Epigenese.

Diese kurze Schilderung der Weiterentwicklung des Eies läßt sofort wieder eine Anzahl wichtiger allgemeiner Fragen auftauchen. Der Furchungsprozeß und die an ihn anschließenden Vorgänge besteht nicht schlechtweg in einer Reihe von Zellteilungen; diese haben vielmehr eine ganz bestimmte, für jede Tiergruppe besonders geregelte Aufeinanderfolge und verlaufen derart, daß sie mit Notwendigkeit zu dem jeder Art eigentümlichen Endergebnis führen. Wo haben wir die Ursachen für diesen Ablauf der Entwicklungsvorgänge zu suchen, und welcher Art sind dieselben?

Das befruchtete Ei braucht notwendig gewisse äußere Bedingungen, ohne die es nicht zur normalen Entwicklung kommen kann. Es bedarf einer gewissen Temperatur

es braucht Sauerstoff, häufig nehmen die im Wasser sich entwickelnden Eier Wasser auf und dieses Wasser muß in gewissen Fällen bestimmte Salze enthalten, ohne deren Anwesenheit die Entwicklungsvorgänge nicht nach der Regel verlaufen würden. Aber alle diese äußeren Bedingungen sind solche, die für das Fortbestehen von Leben überhaupt notwendig sind. Im übrigen können äußere Einflüsse die Entwicklung fördern oder hemmen, beschleunigen oder stören; aber auf die spezifische Art der Entwicklung haben sie keinen Einfluß. Wie im gleichen Beet zahlreiche Pflanzen nebeneinander wachsen, jede nach ihrer Art, so können sich im gleichen Wasser Eier von hunderterlei Tierarten nebeneinander entwickeln, jedes zu einer besonderen Form. Die Ursachen, daß aus dem Ei eben die betreffende Tierart hervorgeht, von der es stammt, liegen im Ei. In diesem Sinne sagt Nägeli: „Die Eizellen enthalten alle wesentlichen Merkmale ebensogut, wie der ausgebildete Organismus, und als Eizellen unterscheiden sich die Organismen nicht minder voneinander, als im entwickelten Zustand. In dem Hühnerei ist die Spezies ebenso vollständig enthalten wie im Huhn, und das Hühnerei ist vom Froschei ebensoweit verschieden wie das Huhn vom Frosch."

Die Entwicklung ist Entstehung von Mannigfaltigkeit aus einer gegebenen Einfachheit. Entsteht diese Mannigfaltigkeit völlig neu, oder ist sie schon vorher vorhanden, aber uns verborgen? Ist die Einfachheit wirklich, oder ist sie bloß scheinbar? Diese Fragen sind schon lange gestellt; sie beschäftigen zur Zeit des Neuaufblühens der biologischen Wissenschaften, von der Mitte des 18. Jahrhunderts an, die bedeutendsten Geister, und die Antworten, die sie zu verschiedenen Zeiten gefunden haben, sind geradezu entgegengesetzte.

Die großen Gelehrten des 18. Jahrhunderts, darunter der Physiologe und Dichter Albr. v. Haller (1708—1777) und Bonnet, der Naturgeschichtsschreiber (1720—1793), glaubten, daß die Tiere in den Eiern schon vorgebildet seien, daß sie gleichsam als Miniaturbilder des fertigen Zustandes dort enthalten seien, aber für unser Auge nicht wahrnehmbar, weil in allen ihren Teilen durchsichtig. Wie in der Knospe schon die Blätter und Blüten, die später aus ihr hervorsprossen, vorgebildet liegen, wie im Samen der Pflanzen schon Stämmchen, Wurzel und Kotyledonen der jungen Pflanze sichtbar sind, so sollte auch im tierischen Ei das Junge mit allen seinen Teilen präformirt vorhanden sein. Die Entwicklung bestünde danach nur im Auswachsen und Sichtbarwerden einer schon vorhandenen Mannigfaltigkeit, und die Einfachheit des Keims wäre scheinbar. Diese Entwicklungstheorie ist die Theorie der Evolution (wörtlich Auswickelung) oder Präformation.



Abb. 352. Spermatozoon („Animalculum") eines Menschen nach A. v. Leeuwenhoek 1678.

Freilich ergaben sich dabei mancherlei Schwierigkeiten. War das präformierte Wesen im Ei vorhanden, oder in den „Samentierchen", die in Leeuwenhoek's (1632—1723) Laboratorium entdeckt waren und deren Wichtigkeit für das Zustandekommen der Entwicklung man zu ahnen begann? Man glaubte es dort sogar direkt zu beobachten (Abb. 352)! Nicht minder verwirren mußte die Folgerung, daß im Eierstock des im Ei präformierten Wesens dessen Nachkommen wiederum präformiert seien und in ihrem Eierstock ebenfalls präformierte Nachkommen trügen und so fort bis ins Unendliche. Diese Einschachtelungstheorie wurde z. B. von A. v. Haller verfochten.

Aber weit gefährlicher als solche Denkschwierigkeiten wurde der Evolutionstheorie die genaue Beobachtung der bei der Entwicklung der Tiere sichtbaren Vorgänge. Durch

seine Untersuchungen über die Entwicklung des Hühnchens lieferte Kaspar Friedr. Wolff (1733—1794) den strengen Beweis, daß im Ei die Organe des jungen Tieres nicht als solche in kleinerem Maßstabe neben einander vorhanden sind, sondern daß sie sich erst allmählich und nacheinander bilden. Wenn er aber daraus folgerte, daß die Grundlage für diese Entwicklung nicht organisiert sei, daß die Tiere aus dem rohen Zeugungsstoff entständen, so verfiel er in den entgegengesetzten Fehler wie die Evolutionisten, indem er das Vorhandensein von etwas leugnete, weil er es nicht sehen konnte. Und wenn jene von dem sicheren Boden der Beobachtung abwichen, indem sie präformierte Formen annahmen, so tat er das gleiche, wenn er den Grund für die Entwicklung in einer der Erforschung ganz ungreifbaren „Vis essentialis“, einer Lebenskraft suchte, die in dem einen Falle so, in einem andern anders wirken sollte. Die Lehre Wolffs, die Theorie der Epigenesis, trug aber, gestützt auf positive Beobachtungen, zunächst den Sieg davon.

Heutzutage kann es nicht mehr die Frage sein, ob die Einfachheit des Eies in der Weise nur eine scheinbare sei, wie die Evolutionisten es annahmen, oder ob die Mannigfaltigkeit des entwickelten Tieres in der Weise neu geschaffen werde, wie es die Epigenetiker behaupteten. Wir müssen im befruchteten Ei zweifellos körperliche materielle Anlagen des daraus hervorgehenden Organismus annehmen und sind darin sicher Präformisten. Wir wissen aber auch, daß dadurch, daß aus einer Zelle, der befruchteten Eizelle, viele werden, eine nicht präformierte Mannigfaltigkeit direkt neu entsteht. Wenn aber jetzt noch ähnliche Streitpunkte bestehen wie zwischen Evolutionismus und Epigenesistheorie, so sind die Standpunkte doch wesentlich verschieden von den damaligen, und man muß in der Anwendung jener Bezeichnungen auf die heutigen Schulen vorsichtig sein.

Es sind zwei völlig entgegengesetzte Möglichkeiten denkbar. Die eine ist diese: die Teilstücke, in die das Ei durch die Furchung zerlegt wird, sind von vornherein untereinander verschieden und durch diese Verschiedenheit wird es bedingt, daß sich dieses oder jenes Organ aus ihnen entwickelt; könnte man die betreffenden Zellen in der Furchungsfigur an eine andere Stelle schieben, so müßte auch das betreffende Organ bei dem daraus entwickelten Tiere an anderer Stelle stehen. Die andre Auffassung ließe sich etwa so fassen: die durch die Furchung entstehenden Teilstücke des Eies sind einander gleichwertig; ihre Zukunft wird durch die Lage im ganzen bestimmt; könnte man eine Zellgruppe an eine andre Stelle rücken, so würde eben ein andres Organ aus ihr hervorgehen.

Der ersten Möglichkeit widerspricht die Tatsache der Regeneration: wenn aus einem Stückchen einer Hydra, das nahe dem Fuß des Tieres herausgeschnitten ist, eine ganze Hydra mit Mund und Fangarmen wird, so leisten die Zellen jedenfalls etwas, was sie beim normalen Gang der Verhältnisse nicht zu leisten hätten. Ihre Anlagen können also nicht derartig spezialisierte sein, wie jene Theorie es annimmt; es wäre mindestens die Hilfsannahme notwendig, daß Reserveanlagen in den Zellen vorhanden seien, eine Annahme, für deren Wahrscheinlichkeit im allgemeinen nur die sonstige Einfachheit der Haupthypothese spricht. Gegen die zweite Auffassung, die für die Tatsachen der Regeneration eine sehr einleuchtende Erklärung geben würde, spricht die tatsächliche Verschiedenheit der Blastomeren in zahlreichen Fällen, wie das aus den unten erörterten Beispielen hervorgeht. So müssen wir die Wahrheit irgendwo in der Mitte suchen. Jedenfalls aber ist eines sicher: daß sich nicht alle Tierarten gleich verhalten!

Für die Beantwortung der Hauptfrage aber, nach den Momenten, durch die der Entwicklungsgang bestimmt wird, haben wir zwei Mittel: die genaue Beobachtung der normalen Entwicklungsvorgänge, und die Abänderung dieser Vorgänge durch experimentelle Eingriffe, das „entwicklungsmechanische" Experiment.

Zunächst führen beide Wege zu dem höchst wichtigen Ergebnis, daß schon im unbefruchteten Ei die Lage des späteren Embryos in gewisser Weise festgelegt ist, daß also nicht alle Teile des Eies gleichwertig sind. An den Eiern mit polständigem Dottermaterial (telolecithalen Eiern) ist schon durch die Lagerung des Dotters eine Verschiedenheit zweier Eipole geschaffen: ein dotterarmer und ein dotterreicher Pol. Bei anderen, z. B. dem Ei der Rippenquallen, wird durch den in der protoplasmatischen Rinde gelegenen, also exzentrischen Kern ein Pol besonders ausgezeichnet. Durch solche Polarität wird schon eine Achse des daraus hervorgehenden Embryos festgelegt, und zwar meist die dorsoventrale. Aber auch bei dotterarmen Eiern ist eine solche Polarität in vielen Fällen direkt erkennbar oder aus Versuchen zu erschließen. So läßt sich am Ei eines Seeigels, Strongylocentrotus, nachweisen, daß ein feiner Kanal, der die Gallerthülle desselben durchbohrt, dem animalen Pole des Eies entspricht (Abb. 353 A). Ja, vielleicht ist polare Differenzierung eine Eigenschaft, die nicht bloß auf die Eier beschränkt ist, sondern auch vielen anderen, wenn nicht allen Körperzellen zukommt.

Die Lage einer zweiten Achse des Eies, durch welche die Symmetrieebene geht, ist in manchen Fällen im unbefruchteten Ei noch nicht festgelegt, sondern wird erst bei der Befruchtung fixiert. Beim Seeigelei und beim Froschei hat man nämlich beobachtet, daß die erste Furchungsebene außer durch die Eiachse durch eine Linie bestimmt wird, die zur Bahn des eindringenden Spermatozoons senkrecht steht; diese erste Furche fällt aber in beiden Fällen mit der Symmetrieebene zusammen und trennt rechte und linke Körperhälfte des Embryos voneinander. Es gibt aber auch Eier, wo auch die Symmetrieebene des Embryos schon von vornherein festgelegt ist; die Eier mancher Tintenfische und mancher Insekten z. B. zeigen eine ausgesprochene zweiseitige Symmetrie, die mit der des Embryos zusammenfällt. Auch im Vogelei ist die Lage der Achse des Embryos von vornherein fest bestimmt: sie steht im allgemeinen senkrecht zu der Linie, die den stumpfen und den spitzen Pol des abgelegten Eies verbindet, und der Embryo hat den stumpfen Pol zu seiner Rechten.

Damit ist aber der Einfluß, den die Organisation des Eies auf die Formbildung des Embryo hat, durchaus noch nicht erschöpft. Wir kennen Beispiele, wo wir am befruchteten Ei nach äußeren Anzeichen mit Sicherheit angeben können, was für ein Organ aus der betreffenden Stelle des Eies hervorgehen wird: wir finden deutlich umschriebene organbildende Keimbezirke. Eines der schönsten Beispiele dafür bietet das Ei des Seeigels Strongylocentrotus lividus Lam. (Abb. 353). Das noch nicht reife Eierstocksei (A), dessen Achse, wie oben erwähnt, durch den Kanal in der Eihülle angedeutet ist, zeigt eine rötliche Pigmentierung, die durch gleichmäßig an der Oberfläche verbreitete Farbkörnchen zustande kommt. Nach der Befruchtung aber (C) hat sich dieser Farbstoff zu einem Gürtel zusammengezogen, der die vegetative Eihälfte parallel dem Äquator umgibt, am vegetativen Pole jedoch ein kleineres Feld frei läßt. Die weitere Entwicklung zeigt, daß die drei in dieser Weise kenntlichen Zonen zu den drei Primitivorganen der Larve werden (I—L): die animale unpigmentierte Hälfte zum Ektoderm, der pigmentierte Gürtel zum primären Entoderm, und das helle Feld am vegetativen Pol zum primären Mesenchym, in dessen Zellen z. B. die Skelettbildungen der Larve entstehen. Das Pigment als solches

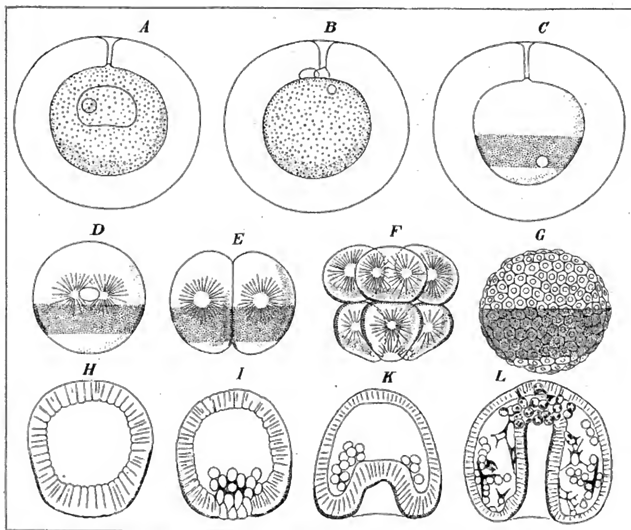


Abb. 353. Zustände aus der Entwicklung von Strongylocentrotus lividus Lam. bis zur Gastrula. *A* Unreifes Ei, *B* Ei nach Abstoßung der Richtungskörper, *C* Befruchtetes Ei (*A*—*C* mit Gallerthülle, die in den folgenden Zeichnungen weggelassen ist). *D*—*F* einige Furchungsbilder, *G* und *H* Blastula von außen und im optischen Durchschnitt, *I* Einwucherung des Mesenchyms, *K* Beginn der Einstülpung, *L* Gastrula. Die Verteilung des roten Farbstoffes ist durch Punktierung angegeben. Nach Boveri.

ist dabei keinesfalls von wesentlicher Bedeutung; es ist nur wichtig, weil es eine Organisation des Eiplasmas, wahrscheinlich eine Schichtung verschieden beschaffener Abschnitte, sichtbar macht, die bei anderen, verwandten Formen, wo solche Pigmentierung fehlt, nicht wahrnehmbar ist, aber schon früher aus Experimenten erschlossen war. Ähnliche Farbendifferenzen finden sich an den befruchteten Eiern mancher Ringelwürmer (Chaetopterus, Myzostoma, Abb. 354 A), Weichtiere (Dentalium Abb. 354 B, Physa, Planorbis) und Ascidien (Cynthia), und die verschieden gefärbten Abschnitte lassen bei normaler Entwicklung stets bestimmte Organe aus sich hervorgehen.

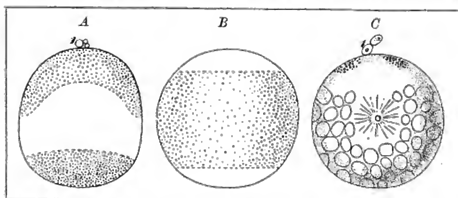


Abb. 354. Eier mit äußerlich erkennbaren organbildenden Keimbezirken, *A* von Myzostoma, *B* von Dentalium, *C* von Neritina. Nach Driesch, Wilson und Blochmann.

Bei manchen Eiern läßt sich wenigstens von bestimmten Bezirken des Eiplasmas mit Bestimmtheit sagen, was für Teile des Embryo bei normaler Entwicklung daraus werden. An den Eiern mancher Medusen (z. B. Geryonia) findet man Protoplasmabezirke von verschiedenem Aussehen, von denen der eine die Grundlage für das Ektoderm, der andre für das Entoderm und ein dritter für die Schirmgallerte abgibt. Wenn man am befruchteten, noch ungefurchten Ei einer Rippenqualle ein Stück Protoplasma in einiger Entfernung vom animalen Pole wegschneidet, so zeigt der betreffende Embryo bei sonst normaler Ausbildung ein teilweises oder gänzliches Fehlen von einer oder mehreren der acht Flimmerrippen, die für das Tier charakteristisch sind (Abb. 355); es kann kein Zweifel sein, daß die weggenommene Plasmamasse gerade das Material für die Bildung jener Rippen enthielt. Wenn man in ähnlicher Weise von dem Ei einer Meeresschnecke, Dentalium, ein Stück abschneidet, so wird nach der Befruchtung aus dem übrigbleibenden Stück stets ein mißgebildetes Wesen, das kein ganzer Embryo ist, sondern

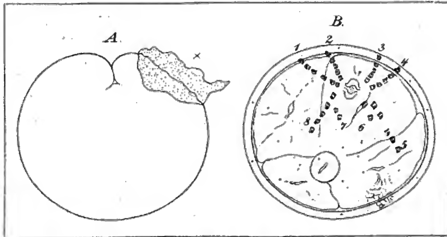


Abb. 355. A Ei einer Rippenqualle im Beginn der Zweiteilung, an dem bei × eine Verletzung angebracht ist. B Larve, die sich aus einem so verletzten Ei entwickelt hat; die Flimmerrippen 6 und 7 sind gestört. Nach Fischel.

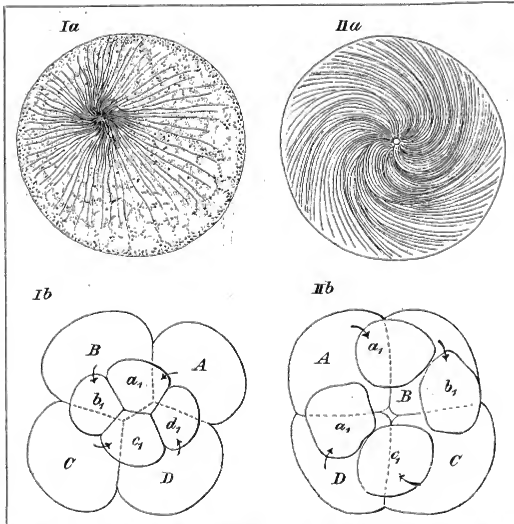


Abb. 356. Strahlungen bei der Richtungsteilung (a) und Achtzellenstadium (b) des Eies einer linksgewundenen (I, Physa) und einer rechtsgewundenen Schnecke (II, Limax). Nach Kostanecki und Siedlecki, Crampton, Mark und Meisenheimer.

mehr ein Bruchstück eines solchen. Ebenso kann man schon am ungefurchten Ei der Schnecke Neritina (Abb. 354 C) zwei körnige Stellen erkennen, die bei der weiteren Entwicklung das Material für die Zellen des Velums, des für die Gastropodenlarven charakteristischen Flimmerorgans, liefern.

Sehr überraschend ist die Entdeckung, daß die Rechts- oder Linkswindung einer Schneckenform schon im Protoplasma des unbefruchteten Eies begründet liegt. Vergleicht man (Abb. 356) die Polstrahlungen der Teilungsfigur, die zur Ausstoßung des Polkörperchens führt, von dem Ei der linksgewundenen Physa (Ia) mit jener bei der Nacktschnecke Limax (IIa), deren Zugehörigkeit zu den rechtsgewundenen Formen durch die rechtsseitige Lage des Atemloches und des Afters erwiesen ist, so zeigt sich, daß sie einen entgegengesetzten Spiralverlauf haben. Die gleiche Gegensätzlichkeit kommt bei der Furchung wieder zum Vorschein, und zwar schon im Vierblastomerenstadium durch die Richtung der Furchungsspindeln, aber ganz besonders im Achterstadium, wo die kleinen Blastomeren im einen Falle in linksgedrehter (Ib), im andern in rechtsgedrehter (IIb) Spirale gegen ihre Schwesterzellen verschoben sind.

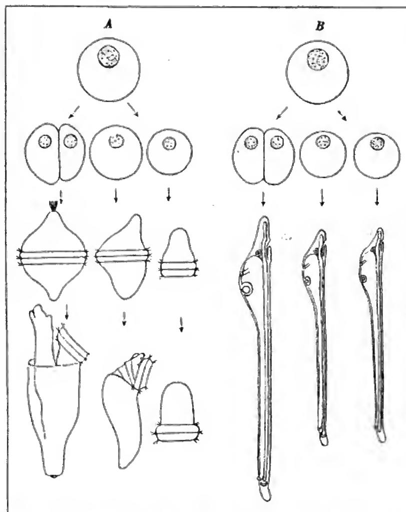


Abb. 357. Entwicklung des Eies und isolierter Halbblastomeren von Dentalium (A) und vom Amphioxus (B). Nach Wilson.

Wie diese Beobachtungen und Versuche zeigen, gibt es also Eier, in welchen schon die Gebiete vorausbestimmt sind, aus denen die Hauptorgane des Embryos entstehen. Es ist wahrscheinlich, daß dieses Verhalten, das wir an den Vertretern von 5 Tierkreisen (Coelenteraten, Stachelhäutern, Würmern, Weichtieren, Manteltieren) kennen lernten, weiter verbreitet ist und nur durch die Unsichtbarkeit der Strukturverschiedenheiten an den Eiern sich unserer Beobachtung entzieht. Immerhin geben uns die Tatsachen der normalen Entwicklung noch keinen sicheren Anhalt dafür, wie weit die Vorherbestimmung des späteren Schicksals in den Furchungszellen geht.

Da greifen nun Versuche ein, durch die das gefurchte Ei in seine Blastomeren geteilt und diese für sich zur Entwicklung gebracht werden. Ich will nur einige wenige davon anführen. Isolierte Blastomeren des Zweizellenstadiums vom Amphioxus (Abb. 357 B) entwickeln sich wie ein ganzes Ei und lassen vollständige, aber kleinere Larven aus sich hervorgehen. Gesonderte Viertelblastomeren furchen sich meist ebenso wie das ganze Ei, zuweilen jedoch nur wie im Viertel des Eies; es werden Blastula- und Gastrula-Stadien

aus ihnen von verschiedener Größe, aber höchst selten junge Larven; isolierte Achtelblastomeren furchen sich niemals wie das ganze Ei, und nie wird eine Gastrula daraus. Ähnlich ist es bei den Seeigeln. Es nimmt also in den Zellen die Spezialisierung mit dem Fortschreiten der Furchung zu. Wenn wir annehmen, daß Amphioxus und die Seeigel eine Eistruktur besitzen wie sie oben für Strongylocentrotus (Abb. 353) geschildert wurde, so wird uns das Verständnis für diese Versuchsergebnisse erleichtert: die Halb- und Viertelblastomeren enthalten die gleichen dreierlei Protoplasmaregionen wie das ganze Ei, und es kommt nur darauf an, daß sie sich entsprechend verlagern, damit dieselbe Anordnung wie dort zustande kommt; dagegen wird mit der dritten Furche die Protoplasmaverteilung auf die Blastomeren ungleich und daher die Entwicklungsmöglichkeit der Achtelblastomeren beschränkt.

Ganz anders ist es bei Dentalium (Abb. 357 A). Wenn man hier die ungleich großen Blastomeren des Zweizellenstadiums trennt, so bekommt man keine vollständigen Zwerglarven, sondern es geht aus jeder eine Krüppelbildung hervor; aber diese sind beide verschieden: die eine besitzt, was der anderen fehlt, und sie ergänzen sich etwa zu einem ganzen Embryo, wenn sie auch nicht genau Hälften sind, sondern in sich eine bestimmte Abrundung zeigen. — Damit wollen wir die Entwicklung der Blastomeren einer Rippenqualle vergleichen. Hier schneiden die drei ersten Furchen vom animalen zum vegetativen Eipol durch, und erst die vierte steht senkrecht zu ihnen. Trennt man die Halbblastomeren, so bekommt man zwei Halbembryonen, je mit 4 Flimmerrippen; jeder aber enthält einen Magenschlauch, und die Trennungsfläche ist von Ektoderm überwuchert. Aus einer Viertelblastomere wird etwa ein Viertelembryo mit zwei Rippen, die Achtelblastomeren geben einen Achtelembryo mit einer Rippe. Wie bei Dentalium sind also auch hier die Entwicklungsmöglichkeiten der Blastomeren schon von der ersten Furche an durchaus beschränkt.

Diese Versuche zeigen schon, daß sich die verschiedenen Tierformen nicht gleich verhalten. Bei Amphioxus und den Seeigeln sind die isolierten Halbblastomeren imstande, mehr Mannigfaltigkeit zu produzieren, als bei normaler Entwicklung aus ihnen hervorgeht; aber die Entwicklungsmöglichkeit nimmt bei Amphioxus schon für die Viertelblastomeren beträchtlich ab; bei den Achtelblastomeren ist sie sehr gering. Auch bei den Seeigeln und Medusen ist von den Achtelblastomeren an eine starke Einschränkung der Entwicklungsmöglichkeiten gegeben und eine zunehmende Spezialisierung eingetreten. Diese Spezialisierung ist aber bei Dentalium und den Rippenquallen schon durch die erste Teilung vollzogen, und die Fähigkeit, etwas mehr als einen bestimmten Teil des Embryo zu liefern, beschränkt sich gleichsam auf die Schließung der Wundfläche, die durch die Trennung der Blastomeren gesetzt wurde. Diese Unterschiede sind aber keine prinzipiellen, sondern nur graduelle: wir haben verschiedene Stufen der Abhängigkeit zwischen Organbildung und Eimaterialien vor uns; die Beschränkung der Entwicklungsmöglichkeiten tritt hier früher, dort später ein; die Fähigkeit zu einer Mehrbildung ist dort anfangs groß, hier von vornherein gering.

Wie haben wir es uns aber vorzustellen, daß die in der Halbblastomere des Amphioxuseies oder des Seeigeleies gelegene größere Entwicklungsfähigkeit bei der normalen Entwicklung beschränkt wird; wie kommt es, daß aus diesen Eiern nicht ein Doppelembryo hervorgeht? Darüber klärt uns ein Versuch am Froschei auf. Trennt man die beiden Halbblastomeren nach der ersten Furchungsteilung voneinander, so werden aus ihnen zwei kleinere Ganzembryonen. Tötet man aber eine Blastomere durch eine heiße Nadel ab

und läßt sie mit der andern in Verbindung, so geht aus ihr ein Halbembryo hervor; aus diesem kann allerdings später durch regenerationsähnliche Ergänzung ein Ganzembryo werden. Hier zeigt sich also, daß die Lage der Zelle im ganzen bestimmend auf ihr Schicksal einwirkt. Diese Einwirkung haben wir uns wohl so zu denken, daß durch die Aneinanderlagerung der Halbblastomeren eine Umordnung der verschiedenen Eisubstanzen verhindert wird, die bei der Trennung und damit Abrundung der Blastomeren eintritt: in letzterem Falle bekommen die Blastomeren aufs neue eine symmetrisch angeordnete Organisation, bei Verbindung mit der Schwesterblastomere bleiben sie unsymmetrisch.

So arbeiten also innere Bestimmtheit der einzelnen Blastomeren und gegenseitige Beeinflussung der verschiedenen Blastomeren des Eies zusammen bei der Entwicklung des Embryos. Diese beiden Prinzipien widersprechen sich durchaus nicht, sondern können nebeneinander wirksam sein. Dem letzteren Faktor kommt eine wechselnde, bald größere, bald geringere Bedeutung zu. Dagegen hat die innere Bestimmtheit, die präformierte Organisation des Eies den Haupteinfluß auf die spezifische Ausbildung des Embryos, ja, sie kommt in manchen Fällen ganz allein für die Entwicklung in Betracht.

Wie läßt sich aber diese Beeinflussung der Embryonalentwicklung durch den Bau des Eiprotoplasmas damit vereinigen, daß man die Vererbungsträger in die Kerne verlegt? Wenn ferner auch schon das unbefruchtete Ei organbildende Keimbezirke aufweist, wo bleibt da der Einfluß des väterlichen Kernes auf die Entwicklung?

Zunächst ist hervorzuheben, daß es nur die primitivste, allen verwandten Formen gemeinsame Formbildung ist, die im Eiprotoplasma materiell präformiert ist. Aber auch diese Präformation kann ja abhängig gedacht werden von dem Eikern, beim unbefruchteten Ei allerdings von diesem allein! Wir haben sogar einen gewissen Hinweis darauf, daß sie sich unter dem Einfluß des reifen Eikerns ausbildet: die Eier von Strongylocentrotus z. B. sind vor der Reifung gleichmäßig pigmentiert, und das Pigment zieht sich erst zum Gürtel zusammen, wenn die Polzellen ausgestoßen sind; ebenso prägt sich die Anordnung des Myzostomaeies mit den drei verschieden gefärbten Zonen erst während der Reifung aus. Die Umordnung mag schon dadurch vorbereitet sein, daß während der Wachstumsperiode der Oocyte Chromatin aus dem Kern in das Protoplasma des Eies gelangt und dieses beeinflußt. Bei der Ascidie Cynthia treten die Umordnungen im Eiprotoplasma sogar erst bei der Befruchtung ein; doch wirkt auch hier der Eintritt des Spermatozoons in das Ei vielleicht nur als auslösender Reiz; jedenfalls sind mit dessen Eindringen lebhafte Strömungen im Protoplasma wahrnehmbar, die zu jener Neuordnung führen. Da Ei- und Samenkern normaler Weise der gleichen Tierart angehören, oder bei Bastardierungen doch ganz nahestehenden Arten, so ist der allgemeinste Grundriß für das neue Lebewesen, wenn man so sagen darf, in beiden völlig gleich. Die Beeinflussung der einzelnen Eigenschaften wird dann erst bei der weiteren Entwicklung, bei der Ausarbeitung der Feinheiten, von dem konjugierten Kern bzw. dessen Nachkommen ausgehen.

Wie diese Beeinflussung stattfindet, wie das Wechselverhältnis zwischen Kern und Protoplasma sich gestaltet, wissen wir nicht; vielleicht hat die Vermutung einige Wahrscheinlichkeit, daß ein Teil des Chromatins in das Protoplasma übertritt und auf diese Weise auf dasselbe einwirkt. Die Hauptfrage ist die, wie die in den Kernen befindlichen Anlagen an der richtigen Stelle aktiv werden, wie also z. B. bei der Vererbung eines weißen Haarbüschels in der dunklen Behaarung vom Vater auf den Sohn die Vererbungsträger gerade an jener Stelle der Kopfoberfläche ihren Einfluß ausüben. Manche Gelehrte glauben, daß die Teilungen des konjugierten Kernes bei der Furchung so verliefen,

daß die einzelnen Anlagen auf die Zellen verteilt würden, die einen also in diese, die anderen in jene Zelle gelangten; dadurch würde die Verschiedenheit der Zellen bewirkt. Danach würden die Kernteilungen das Chromatin nicht gleichmäßig auf die Tochterzellen verteilen, sie wären nicht erbgleich, sondern erbungleich. Wir haben ja aber gerade darin das Wesentliche der mitotischen Teilung erblickt, daß das Chromatin genau halbiert wird, die Teilung also erbgleich ist. Wir kennen erbungleiche Teilungen: die Reduktionsteilungen bei der Ei- und Samenreife. Aber einmal sind sie immerhin derart, daß die Tochterkerne doch eine vollständige Garnitur einander entsprechender Chromosomen, wenn auch von verschiedener Herkunft, bekommen. Andrerseits haben aber die Mitosen bei der Furchung nichts von den charakteristischen Eigentümlichkeiten der Reifungsteilungen an sich. Außerdem spricht die Regenerationsfähigkeit gegen eine solche Aufteilung des Chromatins. Wahrscheinlicher dürfte es sein, daß nicht nur die Kerne auf das Protoplasma, sondern auch dieses auf die Kerne einen Einfluß ausübt. Wenn die Kerne in ein spezialisiertes Protoplasmagebiet gelangen, so werden in diesem bei normalem Entwicklungsgang nur die entsprechenden Anlagen im Kern aktiv werden und nun ihrerseits ihren Einfluß auf das Protoplasma ausüben, während die anderen Anlagen latent bleiben und vielleicht ganz verkümmern. Aber das ist Hypothese. Alles, was wir von den materiellen Grundlagen der Körpereigenschaften in den Zellen wissen, ist erschlossen aus den Wirkungen. Aber günstige Untersuchungsobjekte, geschickte Fragestellung und geeignete Versuchsanordnung können uns noch manche Aufklärungen bringen an Stellen, wo wir jetzt noch Schranken für unsere Erkenntnis gezogen sehen.

3. Metamorphose und Abkürzung der Entwicklung.

Während bei der Knospung und Teilung sich die betreffende Zellmasse, aus der das neue Tier hervorgeht, ganz direkt ohne Umwege zum fertigen Tier ausbildet, geht die Entwicklung eines Tieres aus dem Ei nur selten ohne Umwege, in ganz geradliniger Richtung könnte man sagen, vor sich. Fast immer treten Organe auf, die wir beim fertigen Tier nicht mehr finden, und die wieder zurückgebildet werden müssen, und das junge Wesen zeigt Formen, die von denen des ausgebildeten Zustandes mehr oder weniger weit abweichen. Vor allem werden die Umwege dann bemerkbar, wenn aus dem Ei eine Jugendform ausschlüpft, die erst durch gänzliche oder teilweise Umwandlung ihrer äußeren und inneren Organe zum fertigen Tier wird: aus dem Ei des Frosches z. B. kommt die geschwänzte kiemenatmende, fuß- und lungenlose Kaulquappe, und diese wird erst allmählich zum Frosche, indem sie die ihr noch fehlenden Organe ausbildet und die Larvenorgane, Kiemenapparat und Schwanz, verliert. Solche Umwandlungen nach dem Verlassen der Eihüllen, oder wie oft gesagt wird, nach dem Ausschlüpfen, werden allgemein als Metamorphose bezeichnet. Weniger auffällig sind solche Umwege der Entwicklung, wenn das junge Wesen beim Verlassen des Eies dem Elterntiere schon in allen wesentlichen Zügen ähnlich ist; aber sie sind auch dann oft am Embryo bemerkbar. Die höheren Wirbeltiere z. B. Sauropsiden und Säuger, verlassen das Ei in einem Zustande, wo sie schon alle Artcharaktere an sich tragen und den Eltern ähnlich sind; aber auch bei ihnen geht die Entwicklung nicht geradlinig: es werden Larvenorgane angelegt, die beim fertigen Tiere wieder zurückgebildet sind, wie die Kiemenfurchen und Kiemengefäße und die als Atmungs- und Ernährungsorgan dienende Allantois, oder der Schwanz beim Menschen. Man kann solche Umwege während der embryonalen Entwicklung mit gutem Grunde ebenfalls

als Metamorphose bezeichnen und als embryonale von der larvalen Metamorphose unterscheiden.

Larvale Metamorphosen kommen besonders dort vor, wo das junge Wesen nur kurze Zeit in den Eihüllen verweilt und dann in einem verhältnismäßig unreifen Zustande ausschlüpft; embryonale Metamorphosen sind am ausgesprochensten dort vorhanden, wo für den Embryo infolge reichlicher Ernährung das Ausschlüpfen weit hinausgeschoben ist, sei es daß das Ei groß, also reich mit Nahrungsdotter versorgt war, wie bei Tintenfischen oder Vögeln, sei es daß dem Embryo vom mütterlichen Körper aus gelöste Nährstoffe zugeführt werden, wie dies beispielsweise bei den Säugern geschieht. Es können aber in derselben Entwicklung beiderlei Metamorphosen nebeneinander vorkommen: beim Kolben-Wasserkäfer und anderen Insekten werden am Hinterleib des Embryo Gliedmaßen angelegt (Abb. 47 S. 84), die vor dem Ausschlüpfen der Larve zurückgebildet werden — das ist eine embryonale Metamorphose — und die Larve, die vom fertigen Tier in der ganzen Gestalt, insonderheit aber durch den gänzlichen Mangel von Flügeln unterschieden ist, muß sich dann, während des sogenannten Puppenstadiums, zum Käfer umbilden: das ist eine larvale Metamorphose.

Keinenfalls sind die embryonalen Metamorphosen so augenfällig wie die larvalen. Die jungen Larven müssen selbständig für ihren Unterhalt sorgen, und dabei werden sie den obwaltenden Bedingungen entsprechend angepaßt: es müssen Bewegungsorgane, Sinnesorgane, Mundwerkzeuge schon früh in funktionsfähigem Zustande sein, so daß die Tierchen ihre Nahrung finden und aufnehmen und ihren Feinden entgehen können. Solche Larvenorgane sind z. B. bei der Trochophoralarve (Abb. 60 S. 95) die Wimperschnüre und die Polplatte mit Wimperschopf und einfachen Larvenaugen. Diese freibeweglichen Zustände sind sehr häufig eine Rekapitulation aus der Vorfahrengeschichte: die Larvengestalt kann geradezu ein ererbter Zustand sein, der einfacher als der fertige Zustand des Elterntieres ist und daher schneller erreicht wird, so z. B. die Fischform der Kaulquappe. Es kann aber auch eine völlige Neuerwerbung vorliegen, oder der ererbte Zustand durch Neuerwerbungen maskiert und undeutlich gemacht sein, wie bei der Naupliuslarve der Krebse. Das wurde schon oben (S. 83) genauer besprochen. Dagegen werden bei langem Verweilen in der Eihülle solche nur zeitweise gebrauchte Larvenorgane unnötig, und sie werden auch da, wo die Larvenform wirklich dem dauernden Zustand einer Vorfahrenform ähnlich ist, vielfach verschwinden. Die Entwicklung wird dadurch eine abgekürzte; wie der Dotterreichtum, der das bewirkt, so ist diese Abkürzung der Entwicklung eine sekundäre Erscheinung gegenüber der Entwicklung mit Umwegen. Aber gerade wenn bei solcher abgekürzten Entwicklung Bewegungs- oder Sinnesorgane oder dergleichen beim Embryo auftreten, so können sie keine Anpassung an larvale Lebensbedürfnisse, wie Nahrungssuche, vorstellen, und es steigt die Wahrscheinlichkeit, daß wir es hier mit einer Andeutung von Zuständen früherer Vorfahren zu tun haben. So sind die Anlagen abdominaler Gliedmaßen beim Embryo des Wasserkäfers mit höchster Wahrscheinlichkeit ein Hinweis darauf, daß der sechsfüßige Käfer, und wie er auch die anderen Insekten, von vielfüßigen Vorfahren abstammen; dagegen ist es nicht im gleichen Maße wahrscheinlich, ob die Larvengestalt dieses Käfers als ein Hinweis auf die Körpergestalt späterer Vorfahren gedeutet werden darf.

Dotterreichtum des Eies oder Ernährung des Embryos im Mutterleib führen zu einer Abkürzung der Entwicklung in doppelter Weise: einmal zu einer zeitlichen Beschleunigung, und dann zu einer Unterdrückung der Larvenzustände. Die zeitliche Be-

schleunigung ist dadurch erklärlich, daß die Larve für die Nahrungssuche ziemlich viel Kraft verbraucht, während der Embryo im dotterreichen Ei die verfügbare Nahrung ohne gleichzeitige Verausgabung von Kraft zur Verfügung hat. Die Abkürzung des Entwicklungsweges, die durch Unterdrückung der Umwege zustande kommt, läßt sich an vielen Beispielen nachweisen.

Die Stachelhäuter haben meist kleine Eier, und aus diesen schlüpfen zweiseitig-symmetrische freischwimmende Larven, die sehr von den strahlig-symmetrischen fertigen Tieren abweichen; nur bei manchen Arten mit dotterreichen Eiern geschieht die Entwicklung direkt, ohne solche Larven. Während bei den meisten Seeigeln die Eier 0,1 — 0,13 mm im Durchmesser haben, besitzen sie bei Hemiaster cavernosus Phil. einen solchen von fast 1 mm, also eine 4 — 500 mal so große Masse, ja bei Stereocidaris nutrix Thoms. sogar einen solchen von 2 mm, sind also etwa 2000 mal so massig — und bei beiden ist die Larvenform unterdrückt und die Entwicklung führt direkt zu einem jungen Seeigel. Ebenso verhalten sich bei den Seegurken z. B. die Cucumaria-Arten mit Eiern von 1 mm Durchmesser (C. laevigata Verrill, glacialis Ljg.), während die meisten Seegurken, deren Eier etwa 0,1 mm Durchmesser besitzen, eine sehr ausgesprochene larvale Metamorphose durchmachen. Höchst interessant ist es, daß bei der gleichen Tierart beiderlei Verhalten nebeneinander vorkommen kann: die nahrungsdotterreichen Eier des Borstenwurms Nereis dumerilii Aud. M. E. entwickeln sich direkt zum Wurm, die dotterarmen der zugehörigen Heteronereis-Form (vgl. oben S. 512) dagegen lassen eine Trochophoralarve aus sich hervorgehen, und aus dieser entsteht erst durch larvale Metamorphose der Wurm. — Während sonst bei den Weichtieren aus den Eiern allgemein Trochophoralarven oder die von ihnen ableitbaren Veligerlarven kommen, ist bei den außerordentlich dotterreichen Eiern der Tintenfische, die bis zu 15 mm lang werden (bei Eledone), jegliche Spur eines Larvenstadiums unterdrückt.

Sehr lehrreich sind die Abstufungen in der Dauer der Larvenentwicklung und der Kompliziertheit der larvalen Metamorphose, die wir bei den zehnfüßigen Krebsen finden. Nur sehr wenige von ihnen beginnen ihr Freileben mit dem bei den niederen Krebsen so weit verbreiteten sechsfüßigen Larvenzustande, dem Nauplius: dahin gehört Penaeus, dessen Ei nur $^1/_4$ mm im Durchmesser hat; die Metamorphose (Abb. 358) führt hier vom Nauplius (A) zu einer zweiten Larvenform, der Zoëa (C); aus dieser geht das noch mit Spaltfüßen versehene Schizopodenstadium (D) hervor, und erst dieses bildet sich zu einer dem fertigen Tiere ähnlichen Form um. Bei den meisten zehnfüßigen Krebsen sind die Eier größer, und das Larvenleben beginnt mit einer Zoëa. Beim Hummer, dessen Eier etwa 1,9 mm im Durchmesser haben, ist auch das Zoëastadium unterdrückt, und die Larve verläßt das Ei im Schizopodenstadium; bei unserem Flußkrebs endlich, dessen große Eier einen Durchmesser von fast 3 mm besitzen, ist die larvale Metamorphose ganz unterdrückt; das ausschlüpfende Tier hat am Thorax keine Spaltfüße mehr, wie die Schizopodenform, sondern einästige Gliedmaßen wie der fertige Krebs (Abb. 351). Die ausgedehnte larvale Metamorphose, wie sie außer bei Penaeus noch bei Lucifer vorkommt, ist hier sicher das Ursprüngliche, und die Abkürzung ist neu erworben; es ist ein mehr oder weniger großer Teil der larvalen Metamorphose in die Embryonalzeit verlegt, indem diese verlängert ist; denn auch dort, wo das Naupliusstadium äußerlich nicht mehr als sechsfüßige freischwimmende Larve auftritt, wird es am Embryo dadurch markiert, daß nach Bildung der drei ersten Gliedmaßenpaare eine Häutung stattfindet, die gleichsam den Zeitpunkt bezeichnet, wo früher die Larve ausschlüpfte.

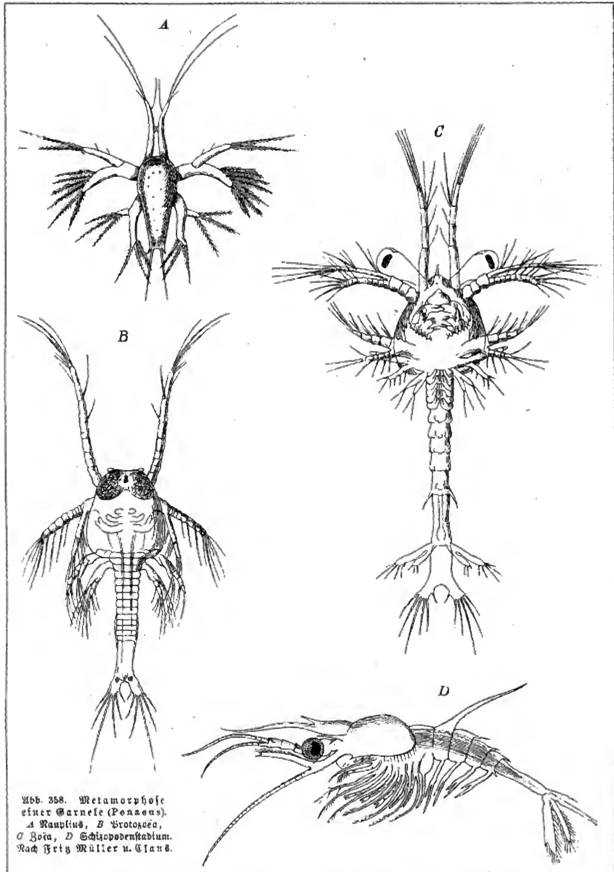


Abb. 358. Metamorphose einer Garnele (Penaeus). *A* Nauplius, *B* Protozoëa, *C* Zoëa, *D* Schizopodenstadium. Nach Fritz Müller u. Claus.

Bei den Ascidien kommen aus den meist kleinen, nach außen abgelegten Eiern geschwänzte Larven von hoher phylogenetischer Bedeutung. Bei den Salpen dagegen, wo der in dem sehr kleinen Ei entstehende Embryo vor dem Ausschlüpfen reichlich vom

Mutterkörper aus ernährt wird, ist keine Larvenform vorhanden; die ausschlüpfenden Jungen sind schon kleine Salpen.

Die Insekten, bei denen die larvale Metamorphose meist so ausgeprägt ist, stammen zwar aus dotterreichen Eiern; aber die larvale Metamorphose ist hier anders zu beurteilen als bei anderen Tieren. Charakteristisch für sie ist die Umwandlung der vorher an den Boden gebundenen Larven zu Flugtieren. Die einfachsten flügellosen Insekten, die Apterygoten wie Silberfischchen, Springflöhe u. a., gleichen beim Ausschlüpfen fast ganz den fertigen Tieren; die ihnen am nächsten stehenden Geradflügler haben nur eine geringe larvale Metamorphose, indem bei den verschiedenen Häutungen des wachsenden Tieres die geringen Unterschiede, die es gegenüber dem fertigen aufweist, allmählich ausgeglichen und zugleich die Flügel gebildet werden. Bei den meisten Insekten aber, den Käfern, Schmetterlingen, Immen usf. sind die dort auf viele Häutungen verteilten kleinen Abänderungen zusammengedrängt und ans Ende des Larvenlebens verlegt; dort geschieht während des Puppenstadiums eine Umwandlung der Körperform. Die Umwandlung ist zuweilen verhältnismäßig gering, z. B. bei manchen Käfern wie den Leuchtkäferchen und den Staphylinen; bei anderen aber wird sie bedeutender, weil die Larven in Anpassung an besondere Lebens- und vor allem Ernährungsverhältnisse von den fertigen Tieren stärker abweichen: so z. B. bei den Bockkäfern, den Netzflüglern, den Schmetterlingen und besonders bei Bienen und Fliegen. Gerade jene Zusammendrängung der Metamorphose auf das Puppenstadium scheint es zu sein, was eine so mannigfache Gestaltung der Larven einerseits und der fertigen Tiere andrerseits und damit den großen Unterschied zwischen beiden Zuständen ermöglicht hat.

4. Wachstum, Geschlechtsreife und Lebensalter.

Die Veränderungen im Aufbau und im äußeren Aussehen eines Tieres dauern durch sein ganzes Lebens fort; aber sie sind zu verschiedenen Zeiten sehr ungleich und jedenfalls in der Jugend am bedeutendsten, im Alter weniger sichtbar. Häufig bringt das Eintreten der Geschlechtsreife bzw. die Brunstzeit besondere Umänderungen mit sich: wir lernten solche oben schon in der Umwandlung der Nereis- in die Heteronereis-Form kennen; andere sind z. B. das Auftreten des Kammes bei den Männchen und im geringeren Maße auch bei den Weibchen des Kammolches (Molge cristata Laur.) oder des Hakens beim Lachsmännchen. Mit dem Aufhören des sichtbaren Wachstums aber haben die Veränderungen ihren Höhepunkt erreicht: das Tier ist „ausgewachsen". Die dann noch auftretenden Veränderungen sind zumeist Verfallerscheinungen, die mit dem zunehmenden Alter zusammenhängen.

Das Wachstum äußert sich nach zwei verschiedenen Richtungen, als Massenwachstum und als Formenwachstum; ersteres besteht in Volumzunahme des Organismus, letzteres in Gestaltveränderung. Häufig kommen sie beide vereinigt vor; es kann aber auch das eine ohne das andere eintreten. Das Wachstum einer Schlange nach dem Eintritt der Geschlechtsreife ist überwiegend Massenwachstum; das Wachstum der Schmetterlingsraupe zum Schmetterling während des Puppenzustandes oder das Wachstum der oleanderblattförmigen, flachen Aallarve (Leptocephalus brevirostris) zum drehrunden jungen Aal (Abb. 359), die auf Kosten der vorhandenen Körperbestandteile sogar unter Massenabnahme geschehen, sind lediglich Formenwachstum. Die beim Massenwachstum eintretende Vermehrung der Körpersubstanz ist durch Aufnahme von Nahrung oder von Wasser bedingt; letzteres spielt bei der ersten Entwicklung eine große Rolle: das Volum der Froschlarve, die noch keine Nahrung aufnehmen kann, ist größer als das des Eies, aus dem sie sich entwickelt hat, und die Zunahme kommt auf Rechnung aufgenommenen

Wassers. Das Wachstum geht meist mit fortgesetzter Vermehrung der Zellen durch aufeinanderfolgende Teilungen einher, so daß die Zellen des erwachsenen Tieres nicht größer sind als die des jungen, das eben die Eihüllen verlassen hat. In einzelnen wenigen Fällen jedoch bleibt die Vermehrung der Körperzellen schon stehen, lange bevor das Individuum seine endgültige Größe erreicht hat, und das weitere Wachstum geschieht nur durch Vergrößerung der Zellen. So ist es z. B. bei den Fadenwürmern; beim Pferdespulwurm (Ascaris megalocephala Cloq.) besteht nach Goldschmidt das etwa 7 mm^3 haltende Schlundrohr aus 33 Zellen, das Zentralnervensystem aus 162 Zellen, das Exkretionsorgan aus 3 Zellen, der Enddarm, die Lippen, der Spikularapparat je aus einigen wenigen großen Zellen; nur der Darm ist zellenreicher. Bei Oxyuris enthält die neugeborene Larve in ihren Organen, abgesehen vom Epithel des Mitteldarms, die gleiche Zahl von Zellen wie das ausgewachsene Tier, z. B. 65 Muskelzellen. Auch bei Rädertieren ist die Zahl der Darmzellen, der Muskel- und der Epidermiszellen konstant, und das gleiche scheint für die Appendicularien unter den Manteltieren zu gelten.

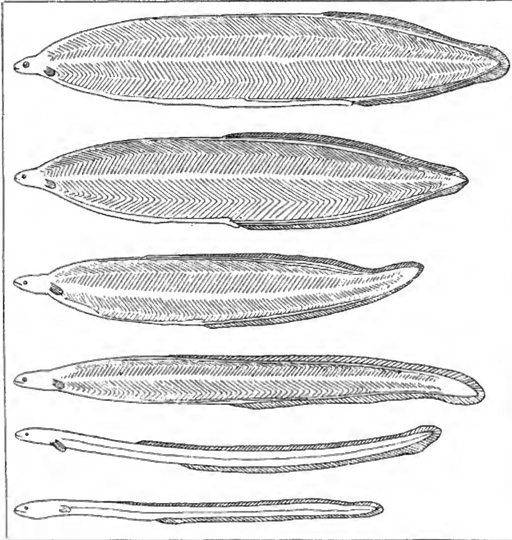


Abb. 359. Verwandlung der Aallarve zum jungen Aal. Nach Schmid.

Die Schnelligkeit des Wachstums ist bei einzelnen Tieren und beim gleichen Tier zu verschiedenen Zeiten verschieden; besonders im Anfang ist sie sehr bedeutend und nimmt später absolut und relativ ab. Wie schnell es bei genügender Nahrungsmenge vorangehen kann, zeigen einige Angaben über Insektenlarven: die Eier der Schmeißfliege (Calliphora vomitoria L.) haben ein mittleres Gewicht von 0,15 mgr, und die Larven erreichen im warmen Sommer binnen 5 Tagen ihr volles Gewicht von 0,09—0,11 gr, also etwa das 700fache ihres Anfangsgewichtes; bei der Bienenlarve steigt das Gewicht vom Ausschlüpfen bis zur Verpuppung in sechs Tagen sogar auf das 1000fache, und die Seidenraupe kommt nach 30 Tagen auf das 5400fache ihres Eigewichts. Daß die

Zunahme im Anfang schneller geht als später, beruht zum Teil auf einfachen Maßverhältnissen des Körpers: während die Masse proportional dem Kubus der Längeneinheit steigt, nimmt die resorbierende Darmoberfläche nur proportional dem Quadrate der Längeneinheit zu (vgl. oben S. 46); ein kleineres Tier hat also, bei ähnlichem Bau, eine verhältnismäßig größere Darmfläche als ein größeres. Damit erklärt es sich, daß das menschliche Kind im ersten Monat täglich 35 g zunimmt, im dritten 28 g, im sechsten 14 g, im neunten 10 g und im zwölften Monat nur 6 g. Kleinere Säugetiere verdoppeln ihr Geburtsgewicht schneller als größere: Hund und Katze etwa in neun Tagen, das Schwein in 14, das Schaf in 15, das Rind in 47 und das Pferd in 60 Tagen.

Indem so die Gewichtszunahme stetig abnimmt, wird bei vielen Tieren ein Punkt erreicht, wo die Stoffaufnahme nur noch ausreicht, den Verbrauch zu decken. Die neuen Zellteilungen dienen dann nur dazu, den beständigen Verlust an Zellen zu ersetzen, der durch Zugrundegehen z. B. von Blutzellen, Epithel- und Drüsenzellen, wohl auch Muskelzellen verursacht wird; aber es bleibt kein Überschuß mehr, der als Wachstum zu einer Vermehrung der Masse und Größe des Tieres führte: das Tier ist ausgewachsen. Allerdings gibt es Tiere, die ihr ganzes Leben hindurch wachsen, wie Tintenfische oder Fische, wohl auch viele niedere Tiere wie Seesterne, Blutegel u. a. Aber über ein bestimmtes Höchstmaß, das für die einzelnen Arten verschieden ist, kommen sie nicht hinaus. Es kann da nicht einfach das jedesmalige Verhältnis der Masse zur Darmoberfläche sein, was ein weiteres Wachstum verhindert: es ist nicht wahrscheinlich, daß die Darmoberfläche bei einer ausgewachsenen Katze so viel kleiner wäre als bei einem gleich großen jungen Löwen, oder bei einer ausgewachsenen Maus so viel kleiner als bei einer jungen Ratte von gleicher Größe, oder gar innerhalb der gleichen Art bei verschiedenen Rassen z. B. bei einem Zwergpintscher und einem jungen Bernhardiner. Hier scheinen vielmehr andere Verhältnisse vorzuliegen: das Höchstmaß ist erblich bedingt für jede Art, es ist schon im Ei geradezu die Zahl der Zellgenerationen festgelegt, die bei einer bestimmten Art aufeinanderfolgen können. Wohl mag das erreichbare Höchstmaß innerhalb einer Gruppe durch das physiologische Verhältnis der Oberfläche und Masse in der Organisation begründet sein; jeder Organisationsplan hat seine Maximalgröße: die niederen Krebse z. B. halten sich in Maßverhältnissen, die von den zehnfüßigen Krebsen weit übertroffen werden; die größten Insekten sind kaum größer als die kleinsten Vögel; unter den Weichtieren erreichen die Tintenfische, die am höchsten organisiert sind, auch die bedeutendste Größe (vgl. oben S. 273 f.), und alle niederen Tiere werden im Höchstmaß der Größe übertroffen von den Wirbeltieren mit ihrer hohen Organisation, in deren Reihen wir die Iguanodonten, Elefanten und Walfische finden. Dafür aber, daß innerhalb jeder Abteilung manche Arten so weit hinter dem Höchstmaß zurückbleiben, müssen wir nach anderen Gründen suchen. Es sind wahrscheinlich Zweckmäßigkeitsverhältnisse, die für jede Form die Ausbildung einer bestimmten Körpergröße bedingen. Denn sowohl bedeutende wie geringe Größe haben ihre Vorteile und ihre Nachteile. Bedeutende Körpergröße bringt einen verhältnismäßig geringeren Stoffwechsel und daher ein relativ geringeres Nahrungsbedürfnis mit sich; sie bietet mehr Sicherheit vor Feinden wegen der größeren Wehrhaftigkeit und Schnelligkeit; dem stehen als Nachteile gegenüber langsameres Wachstum, späte Geschlechtsreife, geringere Nachkommenzahl und längere Inkubationsdauer für Eier oder Tragzeit bei lebendiggebärenden Tieren. Die Vorteile der Kleinheit liegen in verhältnismäßiger Ersparnis von Material und absolut kleinerem Nahrungsbedürfnis, in früher Geschlechtsreife, großer Nachkommenzahl und schnellerer Entwicklung der Nachkommen; als Nachteile erweisen

sich die gesteigerte Gefahr der Vernichtung durch größere Feinde, die geringere Widerstandsfähigkeit und der regere Stoffwechsel, der ein starkes Nahrungsbedürfnis bedingt und längeres Fasten bei Nahrungsmangel ausschließt. Je nach der Lebensweise einer Art können die einen oder anderen Vorteile schwerer wiegen, und diese oder jene Nachteile weniger fühlbar sein.

Die wesentlichen Umwandlungsprozesse sind im allgemeinen beendigt, wenn das Tier fortpflanzungsfähig oder, wie man sagt, geschlechtsreif geworden ist. Bei manchen Tieren fällt die Geschlechtsreife mit dem Höhepunkt der Entwicklung, dem Ende des Wachstums zusammen, und oft erfolgt unmittelbar nach der geschlechtlichen Fortpflanzung der Tod: so ist z. B. unter den Coelenteraten bei den Quallen, unter den Ringelwürmern z. B. bei den Sprossen von Autolytus, bei einzelnen Weichtieren, wie der Wegeschnecke (Arion) und dem Tintenfisch Rossia, bei den Kettenformen der Salpen und in der Reihe der Wirbeltiere bei den Neunaugen (Petromyzon) und dem Aal. Ganz gewöhnlich ist diese Erscheinung bei den Insekten; bei ihnen kann man die Larven geradezu als Ernährungstiere von den fertigen Tieren als Geschlechtstieren unterscheiden, wenn schon diese in vielen Fällen ebenfalls Nahrung zu sich nehmen. Mit der Begattung endet bei ihnen in der Regel das Leben der Männchen, und nach Ablage der letzten Eier gehen meist auch die Weibchen zugrunde; allerdings kann sich die Eiablage bei manchen Formen lange hinziehen, z. B. beim großen braunen Rüsselkäfer unserer Forsten (Hylobius abietis L.) durch zwei Jahre. Nur wenige Insektenweibchen überleben die Eiablage längere Zeit, wie die Maulwurfsgrille (Gryllotalpa) und der Ohrwurm (Forficula). Wenn man Eintagsfliegen an der Ausübung ihrer geschlechtlichen Funktionen hindert, also isoliert in der Gefangenschaft hält, so bleiben sie nicht unbeträchtlich länger am Leben als unter normalen Verhältnissen.

Es gibt aber auch Fälle von Frühreife, wo die Fortpflanzungsfähigkeit schon erlangt wird, ehe das Massen- und Formenwachstum zu Ende gekommen sind. So werden die jungen Lachsmännchen schon als Sälmlinge, im zweiten Herbst ihres Lebens reif, noch ehe sie das Süßwasser verlassen haben und ins Meer ausgewandert sind und befruchten die Eier der in ihre Wohnbäche aufgestiegenen Weibchen. Bei den Seeforellen (Salmo lacustris L.) pflegt man fünf aufeinander folgende Stufen der Ausbildung zu unterscheiden; aber schon auf der zweiten Stufe werden die Männchen, auf der dritten die Weibchen reif, und ähnliche Beispiele ließen sich in großer Menge anführen. Besonders wunderbar mutet es aber an, wenn Tiere die geschlechtliche Reife in einem jugendlichen Zustande erlangen, den wir gewöhnlich als Larvenstadium bezeichnen. Die in Blättern minierenden Larven einer Gallmückenform, Miastor, gebären lebendige Larven, die sich in ihrem Leibe parthenogenetisch aus Eiern entwickelt haben. Bei einer anderen Mücke aus der Gattung Chironomus hat man beobachtet, daß die hier freibewegliche Puppe Eier ablegt. Die Larve dort, die Puppe hier sterben nach der Fortpflanzung, gelangen also nie in den Zustand des ausgebildeten Insekts; ihre Nachkommen entwickeln sich weiter zu geflügelten Mücken: es ist aber durch die Frühreife eine Beschleunigung der Vermehrung bewirkt worden. Diese Art der Frühreife mit parthenogenetischer Fortpflanzung ist mit dem Namen Pädogenese belegt.

Eine verwandte, aber davon in mehrfacher Hinsicht verschiedene Erscheinung ist die sogenannte Dissogonie: so bezeichnet Chun die zweimalige Geschlechtsreife eines und desselben Individuums in zwei verschiedenen Formzuständen, zwischen die unter Rückbildung der Geschlechtsorgane eine Metamorphose eingeschaltet ist. Bei den gelappten Rippenquallen der Gattungen Eucharis (Abb. 105, S. 177) und Bolina tritt nämlich im Sommer an den jungen Larven (Abb. 106) zwei oder drei Tage nach dem Verlassen der Eihülle Geschlechtsreife ein; die kleinen, 1—2 mm im Durchmesser messenden Tierchen sind

wie die Erwachsenen zwitterig und entleeren ihre Geschlechtsprodukte nach außen. Darnach bilden sich die vier „Zwitterdrüsen" völlig zurück und die Larven werden unter eingreifenden Veränderungen ihres Aussehens zu gelappten Rippenquallen. Die doppelte Geschlechtsreife bewirkt eine reichlichere Vermehrung dieser Tiere, die ihres beständigen Aufenthaltes an der Meeresoberfläche und ihres zarten Baues wegen durch Stürme sehr gefährdet werden.

Mit Frühreife darf es aber nicht verwechselt werden, wenn ein Tier auswächst, ohne seine Larveneigentümlichkeiten abzulegen und alle oder doch gewisse jugendliche Charaktere beibehält, die bei erwachsenen geschlechtsreifen Tieren seiner Verwandtschaft nicht mehr vorhanden sind. Dieser Zustand heißt Neotenie; neotenisch ist z. B. ein erwachsener Mensch, der seine Milchzähne beibehalten hat. Bei unseren Wassermolchen, besonders bei Molge alpestris Laur. und vulgaris L., kommt es zuweilen vor, daß die Metamorphose unter Verlust der Kiemen, die zum landbewohnenden Tier führt, unterbleibt; es geschieht dies, wenn sie in Gewässern mit steil abfallenden Rändern leben, so daß sie nicht ans Land gehen können, oder wohl auch in anderen Gewässern, wenn sie zur Zeit, wo die Metarmophose eintreten sollte, dort sehr reichliche Nahrung finden. Sie wachsen dabei aber weiter, erreichen die Größe normaler Individuen, werden geschlechtsreif und pflanzen sich fort, ohne die Larvencharaktere einzubüßen. Es wäre aber irreführend, wenn man sagen wollte, sie werden als Larven geschlechtsreif; eine Frühreife liegt nicht vor. Bei dem mexikanischen Axolotl (Amblystoma mexicanum Cope) ist die geschlechtliche Reife unter Beibehaltung der larvalen Kiemen und des Ruderschwanzes das Gewöhnliche; die Verwandlung zu einer salamanderähnlichen Form, die bei den nächsten Gattungsverwandten des Tieres die Regel ist, tritt hier nur ausnahmsweise auf; man kannte diese kiemenlose Form schon früher und hielt sie für eine gesonderte Art, bis 1865 im Jardin d'Acclimatisation in Paris zum ersten Male beobachtet wurde, daß sich junge Axolotl unter Verlust der Kiemen und des Flossensaumes am Schwanz zu dieser Form umwandelten. Vielleicht darf man alle dauernd kiemenatmenden Schwanzlurche, die Perennibranchiaten, als neotenisch unter Beibehaltung von Larvenmerkmalen reif gewordene Abkömmlinge landbewohnender Vorfahren betrachten. Auch einige andre Tiergruppen, die Appendicularien und Rädertiere, werden von manchen Forschern als neotenische Formen angesehen.

Wo die Lebensdauer über den ersten Eintritt der Geschlechtsreife hinaus verlängert ist, produziert das Tier entweder dauernd oder zu wiederholten Malen mit periodischen Zwischenräumen Geschlechtsprodukte und erreicht ein höheres Alter. Ein Vergleich zwischen dem verschiedenen Alter, das die Tiere erreichen, gibt ein recht unbefriedigendes Bild. Es ist kein Grund zu finden, der für die vorhandenen Unterschiede maßgebend wäre. Man könnte glauben, daß träge Tiere, die ihren Körper wenig abnutzen, zu besonders hohem Alter kommen; aber gerade die überaus lebhaften Vögel mit ihrem regen Stoffwechsel gehören zu den Tieren, die das höchste Lebensalter erreichen! Die Annahme, daß große Tiere älter werden als kleinere, stimmt vielleicht bei den Säugern, wo Elefant und Walfisch besonders alt, vielleicht 200 Jahre und darüber, werden; aber der Papagei scheint so alt zu werden wie der Adler. Daß langsam wachsende Tiere ein höheres Alter erreichen als schneller wachsende, stimmt auch nicht durchaus: die Kröte wird erst nach mehreren Jahren reif und erreicht ein Alter von 40 Jahren ebenso wie der Kuckuck, der nach einem Jahre reif ist. Die Annahme, daß Tiere mit spärlicher Nachkommenschaft zu einem höheren Alter gelangen als solche mit reichlicher, ist nicht ohne weiteres richtig: Karpfen und Adler werden über 100 Jahre alt, und jener produziert jährlich im Durchschnitt 500000 Eier, dieser deren nur 2—3. Wenn man aber so argumentiert, daß Arten mit geringer Nachkommenschaft nur

dann erhalten bleiben, wenn die Individuen ein hohes Alter erreichen, so ist damit für die Ursache des hohen Alters nichts erklärt. Es ist uns vielfach ganz unmöglich, einen Grund für die verschiedene Lebensdauer ähnlich lebender Arten zu finden: so ist die Wegschnecke Arion empiricorum Fér. einjährig, Limax cinereus Lister dagegen $2^1/_2$—3jährig, oder die Teichschnecke Limnaea stagnalis L. lebt 2, die Gartenschnecke (Helix hortensis Müll.) länger als 9 Jahre. Wollte man das damit begründen, daß die Konstitution dieser Schnecken verschieden sei, so wäre das nichts als eine Umschreibung der Tatsache.

So möge es genügen, wenn hier eine Anzahl Angaben über das Alter der Tiere, soweit man darüber unterrichtet ist, angeführt wird. Coelenteraten: Actinia equina L. 50 Jahre, Cerianthus membranaceus Haime 24 J., Heliactis bellis Ell. 67 J. — Würmer: Regenwurm mehr als 10 J., Blutegel über 20, vielleicht 27 J.; das Rädertier Hydatina senta Ehrbg. bei 18° C 13 Tage. Gliederfüßler: Flußkrebs bis 20 J., Spinnen meist nur 1—2 J., Atypus piceus Sulz. 7 J., Mygale über 15 J. Bei Insekten wäre die Entwicklungsdauer einzurechnen, die bei uns höchstens 4—5, bei einem chinesischen Bockkäfer 7, bei der amerikanischen Cicada septemdecim L. angeblich 17 Jahre dauert; sie kann dadurch verlängert werden, daß eingesponnene Larven oder Puppen „überliegen“, d. h. mehrere Jahre unverändert bleiben, ehe sie ausschlüpfen, so regelmäßig bei manchen Blattwespen (Lyda) und mehr oder weniger häufig bei Schmetterlingen, und zwar überwinterten in einzelnen Fällen die Puppe von Saturnia pavonia L. 5 mal, eine von Sphinx euphorbiae L. 7 mal, Biston alpinus Sulz. bis 7 mal und Bombyx lanestris var. arbusculae Frr. bis 8 mal. Die Lebensdauer des fertigen Insekts ist meistens sehr kurz; aber auch da gibt es Ausnahmen: Käfer (Carabus auratus L., Blaps mortisaga L., Timarcha) wurden 5 Jahre in der Gefangenschaft gehalten; die Bienenkönigin wird 3, ja bis 5 Jahre alt, während eine Arbeiterin in der Haupttrachtzeit nur 6 Wochen lebt; Ameisen aus den Gattungen Lasius und Formica sind 10—15 Jahre in der Gefangeschaft beobachtet. — Von Weichtieren wird Natica 30 Jahre, Paludina 8—10 Jahre, Helix hortensis Müll. über 9 Jahre, Limnaea stagnalis L. 2 Jahre; alle Arion-Arten, Limax tenellus Nils. und Agriolimax agrestis L. 1 J., alle übrigen Limax $2^1/_2$—3 J.; Teich- und Flußmuscheln (Anodonta und Unio) 12—14 J., die Bachperlmuschel (Margaritana) 50—60, ja selbst bis 80 und 100 Jahre; der Tintenfisch Rossia macrosoma Chiaje ist einjährig, andre werden wahrscheinlich sehr alt. — Von Wirbeltieren werden unter den Fischen der Karpfen und Hecht, wahrscheinlich auch der Wels, über 100 Jahre alt. Von Amphibien wurde Molge alpestris Laur. 15 J., M. cristata Laur. 12 J., Salamandra maculosa Laur. 11 J., der Laubfrosch über 10 Jahre in Gefangenschaft gehalten; die Kröte soll über 40 Jahr alt werden. Von Reptilien kennt man wenige Angaben: Testudo Daudinii war 150 Jahre in der Gefangenschaft und im ganzen wohl 300 Jahre alt; Pseudopus apus Pall. hielt sich über 12 Jahre, Scincus officinalis Laur. und Uromastix acanthinus $9^1/_2$ Jahre in Gefangenschaft. Am besten ist das Lebensalter der Vögel bekannt: Haushahn 15—20 J., Silbermöwe 44 J., Gans und Eiderente 100 J., Schwan 102 J., Fischreiher 60 J., Storch 70 J., Kranich 40 J., Falke 162 J., Steinadler 104 J., Geier 118 J., Uhu über 68, vielleicht 100 J., Amsel 18 J., Kanarienvogel bis 24 J., Kardinal (Paroaria cucullata Lath.) $29^1/_4$ J., Rabe über 100 J., Elster 25 J., Turteltaube 40 J., Krontaube 53 J., Kuckuck 40 J., Papagei über 100 J. Von Säugern erreicht der Esel 106 Jahre, das Pferd 40—60 J., Maultiere 40—45 J., Rind 20—25 J., Schaf 20 J., Hund 28 J., Katze 22 J., Elefant 150—200 Jahre.

Viertes Buch

Nervensystem und Sinnesorgane

A. Bau und Verrichtungen des Nervensystems im allgemeinen.

Der Körper der Tiere besteht aus einer Vielheit von Organen, deren jedes eine gewisse Selbständigkeit in seiner Arbeit besitzt, aber doch nur im Zusammenhang mit den anderen arbeiten und leben kann. Die Gesamtleistungen, die sich uns als Leben darbieten, können aber nur dann zustande kommen, wenn die Tätigkeit der einzelnen Organe in bestimmter Weise untereinander koordiniert ist, wenn jedes zur rechten Zeit in das Getriebe eingreift, und wenn seine Tätigkeit derart abgestuft auftritt, daß eine einheitliche Endwirkung erreicht wird, die den Anforderungen der inneren und äußeren Lebensverhältnisse gerecht wird. Die Harmonie mit den inneren und äußeren Bedingungen kann aber nur dann zustande kommen, wenn diese ihrerseits auf den Körper einwirken: die lebendige Substanz wird durch die Veränderungen der Bedingungen gereizt, sie gerät in Erregung, und durch diese wird Tätigkeit ausgelöst als Reaktion auf den Reiz. Als Reize wirken ebenso Veränderungen der Außenwelt, wie Veränderungen des eigenen Körpers. Solche Reize wirken nur an beschränkten Stellen auf den Körper ein, an Stellen, die nur in seltenen Fällen so gelegen sind, daß eine Beantwortung des Reizes durch Tätigkeit des unmittelbar gereizten Körperteils für das Tier erhaltungsgemäß ist. Deshalb müssen die durch die Reize erzeugten Erregungen weiter geleitet werden, von den Stellen, wo sie aufgenommen werden, zu den Stellen, wo die Erregung sich in Organtätigkeit umsetzt, d. h. wo die Reizbeantwortung stattfindet.

Die Aufnahme des Reizes und die Fortleitung der Erregung geschieht durch ein besonderes Organsystem, das Nervensystem. Der Tätigkeit des Nervensystems also ist die Einheitlichkeit im Zusammenwirken der Teile und die Reaktion auf die jeweiligen Einwirkungen der äußeren Verhältnisse zuzuschreiben: es bildet die Verbindung zwischen den gereizten und den auf Reiz hin arbeitenden Organen, zwischen Aufnahme- und Erfolgsorganen, es bietet die Bahnen dar, auf denen die Erregungen von den einen zu den anderen geleitet werden. Die Reizaufnahme ist für die Tätigkeit des Nervensystems wesentlich: aus sich heraus kann es nicht arbeiten; seine Tätigkeit wird stets hervorgerufen durch äußeren Anstoß, der aber ebensowohl von der Außenwelt im engeren Sinne wie von den übrigen Organen des Körpers ausgehen kann. Andrerseits beherrscht das Nervensystem die gesamten Lebensäußerungen um so mehr, je höher ein Tier organisiert ist: die Absonderung der verdauenden Säfte und die Bewegungen der Darmmuskulatur, die Atmung, die Herztätigkeit und die Blutverteilung in den Gefäßen, die Funktionen des Geschlechtslebens, all das steht unter ständiger Kontrolle des Nervensystems, erhält von dort Anstoß und Hemmung. Am deutlichsten aber tritt die Abhängigkeit vom nervösen Geschehen bei der Tätigkeit der Körpermuskulatur hervor: „Was sich später draußen in Form von Körperbewegungen durch Muskelkontraktion abspielen wird, das muß sich vorher im Wechselspiel der Ganglienzellen im Zentralnervensystem zugetragen haben."

Aus diesen Aufgaben des Nervensystems ergibt sich, daß es um so höher ausgebildet und reicher gegliedert sein wird, je zahlreicher einerseits die Organe sind, die den Körper

zusammensetzen, je weiter also die Arbeitsteilung in ihm geht, und je mannigfaltiger und wechselnder andrerseits die Beziehungen sind, die der Körper zur Außenwelt hat. Bei einem Lebewesen wie dem Süßwasserpolypen (Hydra), der fast nur aus der äußeren Körperhaut und dem inneren Magensack besteht, ist daher das Nervensystem einfach und spärlich ausgebildet, und Tiere, die unter sehr einförmigen, gleichbleibenden Bedingungen leben, wie etwa die Darmparasiten, haben ein Nervensystem, das viel geringer entwickelt ist als bei ihren freilebenden Verwandten. Andrerseits überragen Ameisen oder Tintenfische mit ihren reich ausgebildeten Beziehungen zur Umwelt ihre Gruppenverwandten weit durch die Ausbildung ihres Nervensystems. Überall im Tierreich sehen wir die Entwicklung dieses Organsystems mit der Höhe der Organisation und Mannigfaltigkeit der Lebensäußerungen gleichen Schritt halten, und die vergleichende Betrachtung eröffnet uns zahlreiche Einblicke in die gegenseitigen Beziehungen von Bau und Leistung auch in diesem Gebiet. Das hohe Endziel solcher Untersuchungen ist das Verständnis des Menschenhirns als des Organs der Denkarbeit, und unsrer Sinnesorgane als der Pforten, durch die die Kenntnis der umgebenden Welt in uns hinein gelangt. Wenn wir auch von der Erreichung dieser Aufgabe noch himmelweit entfernt sind, so verleiht doch gerade die Beziehung zu den höchsten Problemen, die den Menschen bewegen, der Arbeit einen besonderen Reiz. „Das vergleichende Studium der Sinnesorgane und der nervösen Zentren bleibt die erhabenste Quelle für unsere Vorstellung der Welt als eines Hirnphänomens" (Soury).

Bei den Protozoën, deren ganzer Leib ja nur eine einzige Zelle darstellt, scheint im allgemeinen die Aufnahme von Reizen und die Weiterleitung der durch sie bedingten Erregung durch das gesamte Protoplasma vermittelt zu werden, ohne Bevorzugung bestimmter Stellen und Bahnen. Eine Amöbe ist an jedem Teil ihrer Oberfläche äußerer Reizung zugänglich, und wenn man z. B. die äußerste Spitze eines Scheinfüßchens kräftig berührt, zieht sie ihre gesamten Fortsätze ein. Die Fähigkeit der Reizaufnahme und Erregungsleitung ist eben eine Grundeigenschaft des Protoplasmas, ebenso wie die Bewegungsfähigkeit. Wie aber bei vielen Protozoën die letztere an besondere Plasmadifferenzierungen innerhalb der Zelle gebunden sein kann, die sogenannten Myophanfäden, so ist es auch nicht ausgeschlossen, daß auch in manchen Fällen bestimmte erregungsleitende Bahnen bei Protozoën vorgebildet sind, ebenso wie es wahrscheinlich ist, daß es bei hochdifferenzierten Formen unter ihnen besondere reizaufnehmende Stellen gibt.

In dem vielzelligen Körper der Metazoën jedoch ist wie für die Bewegung so auch für Reizaufnahme und Erregungsleitung ein besonderes Organsystem differenziert, dessen Elemente diese Verrichtungen ausschließlich zu besorgen haben und daher für sie mehr geeignet sind als die anderen Zellen, in denen Reizbarkeit und Leitungsfähigkeit sehr herabgesetzt sind: es ist das Nervensystem.

Die anatomischen Einheiten, aus denen sich das Nervensystem zusammensetzt, sind Zellen, die einen oder eine Anzahl fadenförmige Ausläufer besitzen. Eine solche Zelle mitsamt ihren Ausläufern heißt ein Neurôn oder Neûron (Plural: die Neuronen oder Neuren). Man hat früher gesagt, das Nervensystem bestehe aus Nervenzellen und Nervenfasern. Aber die Faserbildungen, die allerdings einen sehr augenfälligen und der Masse nach überwiegenden Bestandteil dieses Systems ausmachen, sind stets Ausläufer von Zellen und gehören daher mit ihrer Ursprungszelle zu einem Ganzen zusammen; es gibt keine Nervenfasern, die nicht von einer Nervenzelle ihren Ursprung nehmen. Wenn

diese Erkenntnis erst verhältnismäßig neu ist, so liegt das daran, daß die Ausläufer der Nervenzellen oft so zahlreich und lang sind, daß die gesonderte Darstellung eines Neurons mit allen seinen Teilen eine sehr schwierige Aufgabe ist. Die fortgeschrittene Untersuchungstechnik hat uns jedoch ein paar Methoden beschert, die es gestatten, einzelne Nervenzellen mit allen ihren Fortsätzen gesondert zu färben, während die benachbarten Neuronen, deren Ausläufer mit jenen eng verflochten sind, ungefärbt bleiben. Die eine dieser Methoden, von dem italienischen Anatomen Golgi erfunden, besteht darin, daß man das Gewebsstück, dessen Nervenelemente man untersuchen will, zuerst mit chromsäurehaltigen Mischungen durchtränkt und dann mit einer Lösung von salpetersaurem Silber nachbehandelt. Der dunkelbraune, fast schwarze Niederschlag von Chromsilber, der dann in den Geweben entsteht, beschränkt sich dabei auf einzelne Zellen, die er aber oft in allen ihren Teilen erfüllt, während die Umgebung von Niederschlag frei bleibt; auf Schnitten heben sich dann diese Zellen schwarz vom hellen Untergrund ab. Eine ähnliche „elektive", d. h. nur einzelne Zellen betreffende Färbung liefern dünne Lösungen eines Anilinfarbstoffs, des Methylenblaus, bei Anwendung auf lebensfrische Teile von Nervengewebe. Diese Eigenschaft des Methylenblaus wurde von dem Pathologen Ehrlich entdeckt und in die Untersuchungstechnik eingeführt. Diesen beiden Methoden und ihren Weiterbildungen verdanken wir eine Fülle von Aufklärung über den Aufbau des Nervensystems.

Bei der Untersuchung der Entwicklung des Nervensystems bei Embryonen entdeckte ferner der verstorbene Anatom W. His, daß die Nervenfasern aus den Neuroblasten, d. h. den embryonalen Zellen, die sich zu Nervenzellen umbilden, durch Auswachsen entstehen. Eine Anzahl älterer und neuerer Untersucher glaubt zwar aus den mikroskopischen Bildern schließen zu können, daß gewisse Nervenfasern bei den Wirbeltieren sich nicht als Ausläufer der Neuroblasten bilden, sondern aus Ketten aneinander gereihter Zellen entstehen; die Zellkerne dieser Zellen sollen dann als Kerne der sogenannten Schwannschen Scheide fortbestehen, die bei den Wirbeltieren die peripheren Nervenfasern überzieht. Eine solche Entstehung trifft sicher nicht zu für die im Rückenmark und Hirn verlaufenden Nervenfasern der Wirbeltiere und bei den Nervenfasern der Wirbellosen, denen eine solche Scheide fehlt. Weit wahrscheinlicher ist es daher, daß auch die mit einer zelligen Scheide versehenen Nervenfasern keine Ausnahme machen, sondern ebenfalls als Fortsätze der Nervenzellen entstehen, und daß die Scheidenzellen sich ihnen entweder sehr früh schon auflagern, oder gar den erst später nachwachsenden Fortsätzen gleichsam den Weg bahnen, wobei Bilder entstehen, die zu fälschlicher Deutung Veranlassung geben können.

Für die engste Zusammengehörigkeit der Nervenfasern und Nervenzellen spricht auch eine Erfahrung pathologischer Natur. Vernichtet man den Zellkörper eines Neurons, so gehen alle seine Fortsätze zugrunde; die benachbarten Neuronen aber werden nicht von der Entartung ergriffen. Wenn man einen Nerven, d. i. ein Bündel von Nervenfasern durchschneidet, so gehen, von Fällen des Zusammenheilens abgesehen, jene Teile der Fasern zugrunde, die durch den Schnitt von der Zelle abgetrennt worden sind; die Teile aber, die mit dem Zellkörper im Zusammenhang geblieben sind, bleiben erhalten und können unter Umständen wieder auswachsen und den Nerven regenerieren.

Anatomische, entwicklungsgeschichtliche und pathologische Tatsachen sprechen also gleichermaßen dafür, daß jede Nervenfaser mit einer Nervenzelle zu einer Einheit, einem Neuron, gehört, daß das Nervensystem sich aus Neuronen aufbaut.

Kaum irgendeine andere Zellart, die Spermazellen vielleicht ausgenommen, tritt in so verschiedenen Gestalten auf wie die Neuronen. Bei manchen geht vom Zellkörper nur ein Fortsatz ab, sie sind unipolar (Abb. 361 A); andere haben deren zwei oder viele, sie sind bipolar oder multipolar (Abb. 360). Wenn viele Fortsätze vorhanden sind, so zeichnet sich einer davon vor den übrigen aus: er gleicht mehr dem einen Fortsatz der unipolaren Neuronen, indem er im allgemeinen einen gestreckten Verlauf hat und sich nicht vielfach teilt, sondern keine oder nur ganz dünne seitliche Äste abgibt. Dieser Achsenfortsatz oder Axon, wie er genannt wird (Abb. 360, *1*), ist das Gebilde, das man als Nervenfaser bezeichnet. Der Achsenfortsatz kann sehr kurz bleiben, oft aber erreicht er eine sehr bedeutende Länge: so ist eine Nervenfaser, die vom Lendenmark eines Menschen bis an den Muskel einer Zehe geht und so eine Länge von mehr als 1 m besitzt, der Achsenfortsatz eines im Rückenmark gelegenen Zellkörpers. Die übrigen Fortsätze werden dem Achsenfortsatz als Dendriten gegenübergestellt; sie sind vielfach verästelt und erreichen nur eine beschränkte Länge. Manche Forscher haben in ihnen nur ernährende Fortsätze sehen wollen; doch müssen wir sie unbedingt ebenso wie den Achsenfortsatz als nervös und leitend betrachten, wofür die Gründe weiter unten beigebracht werden sollen.



Abb. 360. Multipolare Ganglienzelle (aus der Netzhaut einer Eidechse). *1* Achsenfortsatz. Nach Ramon y Cajal.

Die Größe des Neurons ist sehr wechselnd: es gibt sehr kleine, und andrerseits solche, deren Zellkörper schon mit unbewaffnetem Auge erkennbar sind; so messen manche Ganglienzellen bei Lophius, einem Knochenfisch, bis zu 0,25 mm im Durchmesser. Die Größe des Zellkörpers wird durch die Ausdehnung der Fortsätze insofern beeinflußt, als zu einem großen Zellkörper besonders lange oder zahlreiche und dicke Fortsätze gehören: die sogenannten riesigen Nervenfasern im Rückenmark des Lanzettfischchens (Branchiostoma) entspringen von besonders großen Zellen, und die größten Zellen im Rückenmark des Zitterwelses (Malapterurus) sind die Zellkörper der beiden Neuronen, denen die Versorgung der elektrischen Organe ausschließlich obliegt: ihre Fortsätze besitzen schätzungsweise 2 Millionen feinste Enden.

Die Neuronen haben in ihrem feineren Bau eine gemeinsame Eigentümlichkeit, die mit ihrer Verrichtung als erregungsleitende Zellen im engsten Zusammenhange zu stehen scheint: in dem Protoplasma der Zellkörper und Fortsätze verlaufen in bestimmter Anordnung feine Fibrillen, die Neurofibrillen (Abb. 361). In den Fortsätzen ziehen sie der Richtung des Fortsatzes parallel; die Zellkörper können sie einfach auf dem kürzesten Wege passieren, indem sie von einem Zellfortsatz in einen anderen übergehen (B und C), oder sie sind zu einem Gitterwerk angeordnet, das den Kern umgibt (A). Oft ist nur ein solches Gitter vorhanden; in unipolaren Zellen dagegen findet man zuweilen zwei Gitter: ein inneres und ein äußeres, die durch feine Fibrillen miteinander verbunden sind; jedes von ihnen geht in Fibrillen des Achsenfortsatzes über (Abb. 361 A). In den Nervenfasern verlaufen die Fibrillen gestreckt, wenn die Fasern gedehnt sind; dagegen sind sie geschlängelt, wenn die Länge der Fasern durch ihre Elastizität sich verringert.

Die Neurofibrillen hat man so vielfach in den Nervenzellen und -fasern nachweisen können, daß mit gutem Grund eine allgemeine Verbreitung derselben im Nervensystem

der Tiere angenommen werden darf. Darauf gründet sich die Annahme, daß sie den leitenden Bestandteil des Nervensystems vorstellen. Ihr ununterbrochener Verlauf durch das Neuron und ihre Beziehungen zum Zellkörper sind geeignet, diese Annahme zu stützen. Vielleicht darf man zugunsten dieser Deutung auch einen eigentümlichen Befund anführen. Man hat beobachtet, daß Stentor und Spirostomum, ein paar hochentwickelte Wimperinfusorien, abweichend von anderen Protozoën, durch Nervengifte wie Atropin, Nikotin, Morphin gelähmt werden, wie das bei den Metazoën geschieht. Nun konnten gerade bei diesen beiden Formen ebenfalls feine fibrilläre Gebilde im Protoplasma in der Nähe der kontraktilen Elemente ihres Zellkörpers nachgewiesen werden. Es liegt nahe, diese beiden zusammentreffenden Tatsachen nach der gleichen Richtung zu verwerten, nämlich bei diesen beiden Formen eine Lokalisation der Erregungsleitung in Neurofibrillen anzunehmen und darauf die Beeinflussung durch jene Gifte zurückzuführen.

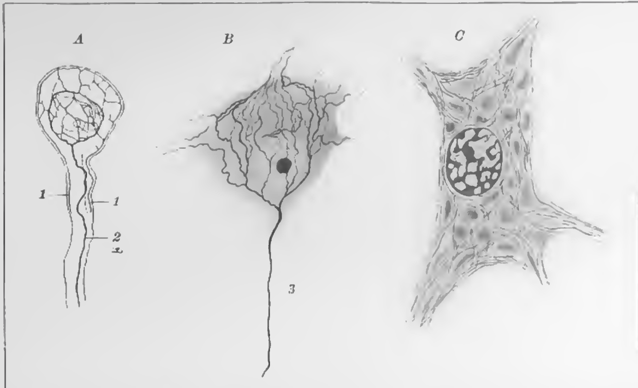


Abb. 361. Anordnung der Neurofibrillen in den Zellkörpern *A* eines unipolaren Neurons vom Blutegel, *B* eines multipolaren Neurons vom Regenwurm und *C* eines multipolaren Neurons vom Kaninchen. *1* zuleitende, *2* ableitende Neurofibrillen; *3* Neurofibrille des Achsenfortsatzes; in *C* zwischen den Neurofibrillen Nisslsche Schollen. *A* und *B* nach Apáthy, *C* nach Bethe.

Das Protoplasma des Neurons würde dann den Stoffwechsel der Neurofibrillen vermitteln. Das Zentrum des Stoffwechsels im Neuron ist jedoch der Zellkörper, wie schon daraus hervorgeht, daß von ihm abgetrennte Fortsätze nicht weiter leben können. Im Zellkörper finden wir häufig Stoffe aufgestapelt, die als Vorratsstoffe betrachtet werden dürfen: körnige, durch bestimmte Farbstoffe dunkel färbbare Massen, die in schollenartigen Anhäufungen die Zwischenräume zwischen den Neurofibrillenzügen ausfüllen; sie werden nach ihrem Entdecker Nisslsche Schollen genannt (Abb. 361 C). Durch Versuche an Hunden, die man teils ruhig ließ, teils durch lebhafte Bewegungen stark ermüdete, konnte man nachweisen, daß in den Nervenzellen bei starker Inanspruchnahme neben anderen Veränderungen auch die Schollen sich mehr und mehr im Protoplasma auflösen, in der Ruhe aber sich regenerieren (Abb. 9, S. 32).

Ob die Zellkörper außer ihrem Einfluß auf den Stoffwechsel sonst noch eine be-

sondere Rolle im Neuron spielen, ob sie auf die Erregungsleitung in den Neurofibrillen irgendwelchen Einfluß haben, ob sie hemmend, anregend, Erregungen summierend wirken können, das sind Fragen, deren Entscheidung sehr schwierig ist. Die Zellkörper liegen in überwiegender Zahl in den sogenannten Nervenzentren, in denen Besonderheiten der Nervenleitung leicht nachweisbar sind; das hat früher die unbedenkliche Bejahung jener Fragen zur Folge gehabt. Dabei hat die Auffassung des Kernes als Zentrum, das die Zelle und ihre Tätigkeit beherrscht, wohl auch mitgewirkt. Die besondere Anordnung der Neurofibrillen in manchen Zellkörpern kann vielleicht ebenfalls dafür ins Feld geführt werden, daß dem Zellkörper eine besondere Rolle bei der Erregungsleitung zukommt; andrerseits wissen wir aber, daß es in manchen Neuronen Neurofibrillen gibt, die gar nicht in den Zellkörper gelangen, sondern aus einem Ast eines Fortsatzes direkt in einen anderen übergehen. Wenn manche Forscher in den Zellkörpern der Neuronen (den „Ganglienzellen") gerade die höheren psychischen Funktionen lokalisieren wollen, wenn sie in ihnen den Sitz der Erinnerungsbilder, der Willensimpulse und dgl. sehen möchten, so ist das mindestens nicht die einzig mögliche Erklärung. Es kann auch die Verbindung und Anordnung der Neurofibrillen untereinander, wie in den Zellgittern mancher unipolarer Nervenzellen und in den Verbindungsstellen verschiedener Neuronen, die ja auch vorwiegend in den Nervenzentren liegen, jenen Einfluß auf die Erregungsleitung ausüben, der die zentrale Leitung von der peripheren unterscheidet. Wir haben aber in die feinsten Zustände und Vorgänge in den Neuronen vorläufig noch zu wenig Einblick, als daß wir zwischen diesen Möglichkeiten eine Entscheidung treffen könnten.

Über die Verbindung der Neuronen untereinander sind die Ansichten der Untersucher geteilt. Die Golgische Methode färbt immer nur einzelne Neuronen in ihrer ganzen Ausdehnung; auf das Nachbarneuron greift die Färbung nicht über; ein ununterbrochener Zusammenhang, ein Übergehen der Fortsätze von einem Neuron auf das andere ist daher mit Sicherheit nicht nachzuweisen. Daher kommen die Forscher, die sich dieser Methode bedienten, zu dem Ergebnis, daß eine unmittelbare Verbindung zwischen den Neuronen nicht vorhanden sei; vielmehr sollen sie sich nur aufs engste berühren: die Verknüpfung geschieht durch Kontakt. Dagegen heben besonders die Forscher, die den Verlauf der Neurofibrillen im Neuron dargestellt haben, Apáthy und Bethe, nachdrücklich hervor, daß diese von einem Neuron in das andere übergehen, daß sie zusammenhängende Netze bilden: die Neuronen stehen in Kontinuität miteinander. Das Fehlen solcher Verbindungen in Golgi-Präparaten führen sie auf Unvollkommenheit der Methode zurück, die eine Imprägnierung der feinsten Fäserchen nicht gestatte. An sich ist es ja nicht unmöglich, daß beiderlei Verbindungen vorkommen. Sicher ist, daß es Fälle von mehr oder weniger breiten Verbindungen benachbarter Neuronen gibt, ja daß sie in Gestalt von Nervennetzen eine besonders bei den wirbellosen Tieren weit verbreitete Erscheinung sind. Ob aber überall Verbindungen zwischen den Neuronen durch ein Neurofibrillennetz vorhanden sind, das läßt sich erst entscheiden, wenn zahlreichere Untersuchungen nach dieser Richtung vorliegen.

Im einzelnen können die Verbindungen hergestellt sein durch Verknüpfung der Dendriten zweier Neuronen oder durch Beziehungen zwischen den Dendriten des einen und dem Achsenfortsatz des anderen Neurons (Abb. 362 A), wobei dieser sich an seinem Ende baumförmig verästelt, oder es wird der Zellkörper des einen Neurons von dem körbchenartigen Dendritenwerk des anderen aufs engste umfaßt (Abb. 362 B). Ob für die Art der Leitung diese Verschiedenheiten einen Unterschied bedingen, das wissen wir nicht.

Die Achsenfortsätze der Neuronen, die Nervenfasern, sind bei den Wirbeltieren zum Teil mit besonderen Hüllen versehen. Eine äußere Hülle, die schon genannte Schwannsche Scheide, scheint vor allem den Fasern einen mechanischen Schutz zu bieten und sie vor Zerrungen zu bewahren; denn im Gehirn und Rückenmark, wo die Nervenfasern durch knorpelige oder knöcherne Hüllen geschützt sind, fehlt diese Scheide. Dagegen kommt eine andere Hülle sowohl zentralen wie peripheren Nervenfasern zu, die sogenannte Markscheide, die aus einer fettartigen Masse, dem Nervenmark, besteht. Bei den Fasern des sogegenannten sympathischen Nervensystems der Wirbeltiere und überall bei den Wirbellosen fehlt eine gesonderte Markscheide, die die Fasern einhüllt; wohl aber läßt sich in den Nervenfasern vieler Wirbellosen ein dem Nervenmark ähnlicher Stoff in mehr oder weniger reichlicher Menge nachweisen. Die Markscheide scheint für die Reizleitung im Nerven von großer Bedeutung zu sein, zunächst in der Weise, daß sie eine Isolierung der Nervenfasern gegeneinander bewirkt. Damit steht wahrscheinlich die größere Geschwindigkeit der Erregungsleitung in markhaltigen Nervenfasern gegenüber den marklosen im engsten Zusammenhang. Bei den Wirbellosen mit ihren marklosen oder doch wenig markhaltigen Nervenfasern ist die Leitungsgeschwindigkeit gering; bei der Teichmuschel (Anodonta) beträgt sie schätzungsweise nur 1 cm in der Sekunde, im Mantelnerven des Moschuspulps (Eledone moschata Leach) 0,4—1 m, am Scherennerven des Hummers 6—12 m. Der marklose Riechnerv des Hechtes zeigt eine Leitungsgeschwindigkeit von 0,06—0,24 m in der Sekunde, und Untersuchungen am Pferd ergeben, daß sich in marklosen Fasern die Erregung in der Sekunde um 8 m, in den markhaltigen dagegen um 30 m fortpflanzt. Beim Schenkelnerven des Frosches beträgt diese Geschwindigkeit 27 m, beim Menschen im Durchschnitt 34 m in der Sekunde. Daß marklose Fasern schneller

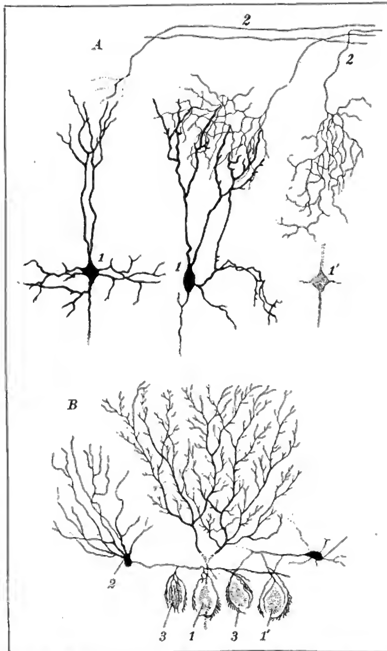


Abb. 362. Verbindungen der Neuronen. *A* Verbindung durch korrespondierende Endbäumchen (aus dem Mittelhirn eines Vogels), *1* Spindelzellen des Mittelhirns, links allein gezeichnet, *2* Endauffaserung der Sehnervenfasern, rechts allein; in der Mitte die Beziehung beider. *B* Endkörbchen umspinnen den Zellkörper eines andern Neurons (aus dem Kleinhirn eines Säugers): die Zellkörper (*1*) der Purkinjeschen Zellen (bei 1' ohne Fortsätze angedeutet) werden von den Faserkörben (*3*) der sog. Körbchenzellen umfaßt. Nach Kölliker.

ermüden als markhaltige, hat vielleicht auch seinen Grund im Fehlen oder Vorhandensein der Markscheide.

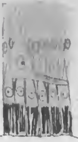


Abb. 363. Intraepithelialer Neuron einer Qualle. 1 Indifferente Epithelzellen, 2 epitheliale Muskelzellen, deren Muskelfortsätze 3 quergeschnitten sind.

Das gesamte Nervensystem der Tiere stammt, soweit die Untersuchungen reichen, stets aus dem äußeren Keimblatt, dem Ektoderm. In vielen Fällen liegt auch die Mehrzahl der Neuronen mit ihren Zellkörpern noch im Ektoderm, sei es unmittelbar im äußeren Körperepithel (Abb. 363), oder in abgefalteten Teilen desselben, wie sie im Rückenmark und Gehirn der Chordatiere vorliegen. Die Fortsätze der Neuronen wachsen auch in andere Keimblätter ein; es kommt aber auch nicht selten vor, daß Zellkörper den ektodermalen Mutterboden verlassen und dann im Mesoderm liegen: wo sich ihre Herkunft verfolgen läßt, stammen sie aus dem Ektoderm. Es ist gewiß nicht ohne Bedeutung, daß es Zellen gerade des äußeren Keimblattes sind, denen die Fähigkeit der Reizaufnahme und Erregungsleitung in besonders hohem Maße eigen ist; denn sie sind äußeren Reizen auf jeder Stufe der Stammesentwicklung am meisten ausgesetzt gewesen und haben sich daher jene Eigenschaften in vollem Maße bewahrt und sie noch gesteigert.

B. Die Sinnesorgane.

1. Allgemeine Betrachtungen.

Das Nervensystem hat die doppelte Funktion, durch äußere Reize in Erregung versetzt zu werden, und diese Erregung den Erfolgsorganen (Muskeln und Drüsen) zuzuleiten, wo sie dann die Reizbeantwortung auslöst. Dementsprechend unterscheiden wir einerseits Aufnahmeorgane und die von ihnen ausgehenden, sogenannten zentripetalen Nerven, und andrerseits die zu den Erfolgsorganen hinführenden, zentrifugalen Nerven. Die Verbindung zwischen beiden ist mehr oder weniger kompliziert und geschieht in den Nervenzentren. Diese drei Teile des Nervensystems und ihre Verrichtungen müssen wir nun nacheinander betrachten.

Die Aufnahmeorgane, Rezeptionsorgane oder, wie sie gewöhnlich genannt werden, Sinnesorgane liegen meist an der Peripherie des Tierkörpers; es gibt aber auch solche an und in den verschiedensten Organen des Körpers, die den Zentren Erregungen zuleiten, die durch Zustandsveränderungen im Körper entstehen. Nur selten geschieht eine direkte Reizaufnahme in einem Nervenzentrum; daß sie normaler Weise auch dort nicht unmöglich ist, zeigt z. B. die Erregung des Atmungszentrums im Rautenhirn der Säuger durch den Kohlensäuregehalt des Blutes. Die Sinnesorgane sind die Pforten, durch welche Erregungen in den Körper der Tiere bzw. in deren Nervensystem eintreten. Sie besitzen die Fähigkeit, Reize der Außenwelt, die an sich auf das gewöhnliche Protoplasma des Tieres nicht wirken würden, in wirksame Nervenreize zu verwandeln. Dadurch „benachrichtigen" sie den Tierkörper von Veränderungen, die um ihn herum vorgehen, und bewirken, in Beantwortung derselben, Veränderungen des eigenen Zustandes im Tierkörper, Bewegungen oder Absonderungen. Das ganze Benehmen des Tieres ist in Abhängigkeit von der Beschaffenheit seiner Sinnesorgane.

Die Sinnesorgane sind ein notwendiger Bestandteil des Nervensystems: die aufnehmenden Apparate setzen die ausführenden in Beziehung zur Umwelt. Vor allem aber

ist das Vorhandensein vermittelnder Apparate, die die aufnehmenden und ausführenden verknüpfen, notwendig an das Dasein der beiden letzteren gebunden. Nervöse Zentralorgane sind daher mit den Sinnesorganen auf das engste verknüpft: je höher die Ausbildung der Sinnesorgane ist, je mannigfacher und reicher die Quellen der Erregungen sind, die einem Tiere auf diese Weise zugeführt werden, um so höher sind auch die Zentralorgane entwickelt, in denen jene Erregungen zusammengeordnet, in Beziehung gesetzt, verarbeitet und weiter geleitet werden. Daher kann es nicht Wunder nehmen, daß so vielfach die Zentralorgane in engster Lagebeziehung zu den Sinnesorganen stehen: bei den Schirmquallen (akraspeden Medusen) z. B. liegen die Nervenzentren dicht bei den Randkörpern mit ihren Sinnesorganen, und die Lage der wichtigsten Sinnesorgane am Vorderende des Körpers, in der Nähe des Mundes, hat bei den Weichtieren, Ringelwürmern, Gliederfüßlern und Wirbeltieren zur Folge, daß hier auch die Zentralorgane ihr mächtigste Entwicklung erreichen und somit dieser Abschnitt als Kopf eine besondere Rolle spielt.

Der Mensch neigt zunächst zu der Ansicht, daß den Tieren die gleichen Sinne zukommen wie ihm selbst. Er ist überzeugt, daß das Auge der Eule ebenso der Lichtempfindung dient, wie das seine, daß der Hund mit der Nase wittert, mit der Zunge schmeckt — und das mit Recht. Aber schon die Annahme, daß der Labyrinthapparat des Fisches durch Töne erregt wird, wie der des Menschen, erweist sich bei näherer Untersuchung als irrig. Je mehr vollends der Abstand vom Menschen zunimmt, beim Übergang von den Wirbeltieren zu den Wirbellosen, desto größer werden die Unterschiede. Das Geruchsorgan der Insekten hat man lange an den Tracheenöffnungen gesucht, wie es beim Menschen am Eingang des Atmungsapparats liegt, und die Fühler hielt man für Hörorgane, entsprechend den Ohren. Aber genaue Beobachtung zeigte, daß die Geruchsorgane auf den Fühlern ihren Sitz haben; und wo die Hörorgane genauer bekannt sind wie bei den Heuschrecken und Grillen, liegen sie an Stellen, wo der naive Untersucher sie nicht vermuten würde: bei Grillen und Laubheuschrecken an den Schienen der Vorderbeine, bei den Grasheuschrecken jederseits am ersten Hinterleibssegment. Wer glaubt, die Augen müßten immer am Kopf sitzen, der wird erstaunt sein, daß beim Fischegel (Piscicola geometra L.) solche auch am hinteren Körperende vorhanden sind, und daß ein Borstenwurm (Polyophthalmus pictus Duj.), auf jeder Seite seines Körpers eine Reihe von Sehorganen hat. Noch überraschender aber ist es, wenn sich bei manchen Tieren eine Reaktion auf Lichtreiz nachweisen läßt, aber keine Augen zu finden sind, wie z. B. beim Regenwurm. Ein „Sehen ohne Augen" erscheint als ein Widerspruch. Die naive Vermenschlichung der Tiere wird gerade hier, beim Regenwurm, aufs gröblichste enttäuscht: eingehende Untersuchung überzeugt uns, daß der Lichtsinn und seine Organe nicht an irgend eine engumschriebene Stelle des Regenwurmkörpers gebunden sind, sondern sich über die ganze Haut ausbreiten und an einzelnen Stellen reichlicher, an anderen sparsamer vorhanden sind, wie beim Menschen der Tastsinn und die Tastorgane.

Wenn schon die Lage und Ausbreitung der Sinnesorgane bei den Tieren vielfach anders ist als beim Menschen, so liegt die Frage nahe, ob denn auch ihren Leistungen nach die Sinnesorgane der Tiere von denen der Menschen abweichen. Sicher ist das der Fall. Es ist ganz bekannt, daß das Auge des Vogels schärfer ist als das menschliche, und daß die Nase des Hundes feiner wittert. Das Geruchsorgan mancher Schmetterlingsmännchen wird durch Riechstoffe gereizt, von denen wir absolut nichts wahrnehmen,

und noch dazu von erstaunlich geringen Spuren derselben. Eine Stubenfliege wird durch Saccharin anders erregt als durch Zucker, die für uns gleich schmecken: jenes vermeidet sie, während sie diesen aufnimmt.

Wir besitzen Anhaltspunkte dafür, daß die Sinnesorgane mancher Tiere durch den Umfang der Reize, denen sie zugänglich sind, den menschlichen Sinnesorganen überlegen sind. Ultraviolette Strahlen sind für den Menschen nicht sichtbar; dieser Teil des Spektrums erscheint einfach dunkel für uns. Versuche beweisen aber, daß die Ameisen durch solche Strahlen gereizt werden. Ameisen suchen im allgemeinen für sich und ihre Brut die Dunkelheit. Wenn man auf ein künstlich angelegtes, flaches, mit einer Glasscheibe bedecktes Ameisennest ein Spektrum fallen läßt, so tragen die Tierchen ihre Puppen aus dem Ultraviolett, das uns dunkel erscheint, fort in das Ultrarot, das uns ebenfalls dunkel erscheint. Man kann die ultravioletten Strahlen abblenden, wenn man das Licht durch eine Schicht von Schwefelkohlenstoff fallen läßt, eine für unser Auge durchsichtige, helle Flüssigkeit. Läßt man Ameisen die Wahl, sich unter einem mit Schwefelkohlenstoff gefüllten Glase aufzuhalten, also in ultraviolettfreiem Lichte, oder unter einer Schicht tiefgrünen, für uns dunklen Chromalauns, das aber die ultravioletten Strahlen durchläßt, so sammeln sie sich unter dem Schwefelkohlenstoff, also in der für uns helleren Abteilung.

Wie lückenhaft die menschlichen Sinneseinrichtungen sind, das lehrt uns eine einfache Überlegung. Unser Ohr wird durch Schwingungen der Luft gereizt, deren Häufigkeit zwischen 16—23 und 41000 in der Sekunde liegt: das empfinden wir als verschiedene Töne. Auch unser Auge wird durch Schwingungen gereizt, und zwar liegt ihre Häufigkeit zwischen 481 Billionen und 764 Billionen in der Sekunde; wir empfinden sie als Licht von verschiedener Farbe je nach der Schwingungszahl. Es ist sicher anzunehmen, daß in der Natur auch Schwingungszustände zwischen 41000 und 480 Billionen Schwingungen in der Sekunde vorkommen; aber auf unsere Sinnesorgane haben sie keinen Einfluß, für uns existieren sie nicht. Die Zahl der für uns hörbaren Töne umfaßt 11—12 Oktaven; in gleicher Beurteilung würden die uns wahrnehmbaren Farben nur 1 Oktave umfassen. Die Lücke aber, die zwischen den Grenzen der für uns wahrnehmbaren Schwingungszustände klafft, beträgt 33—34 Oktaven. Welch unendliche Menge von Naturerscheinungen mögen uns damit verborgen bleiben! Eine photographische Platte wird durch viel mannigfaltigere Schwingungszustände affiziert als unser Auge: die Grenzen derselben liegen zwischen 18 Billionen und 1600 Billionen Schwingungen in der Sekunde; bei ähnlicher Berechnung wie für die Töne sind das 7—8 Oktaven.

Um die Orientierung der Vögel bei ihren Herbst- und Frühjahrswanderungen zu erklären, hatte man seine Zuflucht zu der Annahme genommen, die Vögel besäßen einen magnetischen Sinn, der auf magnetische Einwirkungen reagiere wie die Bussole. Diese Annahme hat durchaus keine Wahrscheinlichkeit. Immerhin wäre ein derartiger Sinn denkbar, und Tiere, die ihn besäßen, würden nicht nur jede Veränderung ihrer Stellung zum Erdnordpol als Reiz empfinden, sondern auch durch mancherlei andere Vorgänge erregt werden, z. B. durch Nordlichter, oder durch bestimmt gerichtete galvanische Ströme. Besäßen wir ein Sinnesorgan, das auf Elektrizität so fein reagierte wie unser Auge auf Licht, so würden wir uns durch dasselbe in der körperlichen Welt ausgezeichnet orientieren können, und zwar bei Nacht so gut wie bei Tag: aber die Welt würde für uns eine andere sein; wir würden die Gegenstände nach ihrer verschiedenen elektrischen Spannung unterscheiden, wir würden vom Gewitter z. B. eine ganz andere Vorstellung

bekommen, usf. Jedenfalls wäre dann der Galvanismus und seine Anwendungen nicht so lange unentdeckt geblieben.

Für ein tieferes Eindringen in die Wirkungsweise der Sinnesorgane bildet die Beobachtung am Menschen den Ausgangspunkt. Durch viele Reize werden hier bewußte Empfindungen ausgelöst, und dadurch wird es möglich, die Reizwirkung mit dem angewandten Reiz zu vergleichen.

Die verschiedenen Sinne geben uns verschiedene Empfindungen. Werden nun durch die Sinnesorgane die Qualitäten der umgebenden Welt gleichsam in uns hineingeleitet, oder mit anderen Worten, sind unsere Empfindungen so wenig oder so sehr verschieden wie die äußeren Reize, wodurch sie hervorgerufen werden? Es ist leicht erweislich, daß dies nicht der Fall ist. Der quantitativen Verschiedenheit in der Schwingungszahl der Reize, die Auge und Ohr erregen, entsprechen qualitativ verschiedene Empfindungen, die verschiedenen Farben bzw. Töne: treffen 400 Billionen Ätherschwingungen unser Auge, so haben wir die Empfindung von Rot; sind es deren etwa 700 Billionen, so empfinden wir Blau; die Reize verhalten sich wie 4 zu 7; die ausgelösten Empfindungen lassen sich in dieser Weise nicht vergleichen.

Der gleiche Reiz hat auf verschiedene Sinnesorgane nicht die gleiche Wirkung: Chloroform schmeckt uns süß; aber die Geruchsempfindung, die es hervorruft, hat mit dieser Geschmacksempfindung gar keine Ähnlichkeit, und wiederum mit beiden unvergleichbar ist die Schmerzempfindung, die es an dünnen Hautstellen verursacht. Dieselben Schwingungen einer Stimmgabel, die vom Ohr als Ton empfunden werden, rufen bei Berührung der Zungenspitze mit dem Instrument einen Kitzel hervor. Ätherwellen von geringerer Schwingungszahl (um 480 Billionen in der Sekunde) werden vom Auge als rotes Licht, von der Haut als Wärme empfunden.

Dagegen beantwortet das gleiche Sinnesorgan verschiedene wirksame Reize mit der gleichen, ihm eigenen Empfindungsart. Die verschiedenartigsten Reize, die auf das Auge wirken, rufen Lichtempfindung hervor; so die Ätherwellen von der angegebenen Schwingungszahl, der elektrische Strom, Druck und mechanische Verletzung der Netzhaut bei Operationen. Elektrische Reizung bewirkt auf der Haut, je nach der Stelle, wo sie ansetzt, Wärme-, Kälte-, Schmerz- oder Druckempfindung; sie bewirkt im Ohr Hören, im Auge Lichtempfindung und an verschiedenen Stellen der Zunge süßen, sauren, salzigen und bittern Geschmack. Nicht bloß Reizung der Endorgane, sondern auch solche der betreffenden Nerven ruft die spezifische Wirkung hervor: Durchschneiden des Sehnerven beim Herausoperieren kranker Augen wird vom Patienten als Lichtblitz empfunden, und mechanische Reizung der einen Teil der Schmeckorgane innervierenden „Chorda tympani", wie sie bei Verletzungen im Mittelohr zuweilen vorkommt, löst Geschmacksempfindungen aus. Die Art des Reizerfolges, also beim Menschen die Art der Empfindung, wird somit nicht durch die Art des Reizes bestimmt, sondern durch die Eigenart des gereizten Sinnesapparats; Johannes Müller, der diese Tatsachen zuerst gebührend würdigte, bezeichnet das als die „spezifische Energie" des Sinnesnerven oder der Sinnessubstanz.

Diese Eigenart oder spezifische Energie ist nicht eine ausschließliche Eigentümlichkeit der Sinnesapparate: sie kommt aller lebenden Substanz zu. Es ist die Eigenart des Hühnereies, daß daraus ein Huhn, die des Enteneies, daß daraus eine Ente wird, bei völliger Gleichheit der auf sie einwirkenden Brutwärme. Auf elektrische, chemische, thermische und mechanische Reize antwortet die Drüsenzelle gleichermaßen mit Sekretion, die Muskelzelle mit Zusammenziehung, die Flimmerzelle mit Beschleunigung der Flimmer-

bewegung. Die Eigenart der Nierenzellen ist es, Harn abzusondern, die der Leberzellen, Galle zu bilden. Ebenso ist es bei den einzelligen Wesen: eine Amöbe beantwortet die verschiedenartigsten Reize von gewisser Stärke mit Einziehung ihrer Pseudopodien, eine Noctiluca mit Leuchten. Und so ist es auch im Nervensystem: dieselbe Nervenfaser kann nicht qualitativ verschiedene Erregungen leiten, derselbe Neuron im Zentralnervensystem kann nicht in qualitativ verschiedener Weise affiziert werden. Die qualitative Verschiedenheit von Reizerfolgen wird durch die individuelle Verschiedenheit der gereizten Elemente bedingt. Die Eigenart der Sinnesapparate ist nur ein Einzelfall von einer allgemeinen Eigentümlichkeit aller lebenden Substanz.

Vielleicht bietet sich uns mit dieser Erkenntnis zugleich eine Erklärung für die Bedeutung, die der Verschiedenheit der Endorgane an den Sinnesapparaten zukommt. Wenn ein Sinnesorgan auf jeden beliebigen Reiz stets mit der gleichen Erregungsqualität antwortet, so wird es dann am meisten für die Orientierung des Tieres leisten, wenn es seiner Beschaffenheit nach nur für eine Reizart zugänglich, gegen alle anderen Reizarten jedoch geschützt ist. Dadurch wird es möglich, die den einzelnen Sinnesapparaten eigentümlichen Reizerfolge je mit einer bestimmten Reizart in geregelte Verknüpfung zu bringen: so können die Reizarten „unterscheidbar" werden. Dies ist die Aufgabe der Endorgane eines Sinnesapparats: sie sortieren die Reize; die einen lassen sie zu, die andern halten sie ab.

Die Reize, die normaler Weise einen Sinnesapparat erregen, werden als die für diesen Apparat adäquaten Reize bezeichnet. Ätherwellen von bestimmter Schwingungszahl sind der adäquate Reiz für das Auge, gasförmige chemische Stoffe der adäquate Reiz für das Riechorgan. Andre Reize sind für die betreffenden Organe inadäquat, so Druck für das Auge wie für das Riechorgan. Solche inadäquate Reize können auf zweierlei Weise von dem Sinnesorgan abgehalten werden. In den einfachsten Fällen genügt schon die Art der Anbringung des Sinnesorgans am Körper, um diese Wirkung hervorzubringen: Riech- und Schmeckorgane sind durch Versenkung in Gruben und Falten gegen mechanische Reize geschützt, bleiben aber ihren adäquaten Reizen dabei zugänglich. Andrerseits sichert die Lagerung unter einer für chemische Stoffe undurchdringlichen Oberfläche viele Tastapparate gegen chemische Reize: so ist es mit den Tastkörperchen der Haut bei den Luftwirbeltieren oder mit den chitinigen Tastborsten der Gliederfüßler. Dazu kommen aber in den meisten Fällen noch Vorrichtungen, die dazu dienen, sonst unwirksame Reize wirksam zu machen; sie können als Transformatoren bezeichnet werden. Diesen Einrichtungen verdanken die Sinnesorgane ihre ungemein große Empfindlichkeit, wodurch sie Reizen zugänglich werden, die viel zu schwach sind, um Nervenfasern direkt zu erregen. Das Wesen und die Wirkungsweise der Transformatoren ist noch völlig unerforscht. Man kann keinen Grund dafür angeben, warum die Wärmepunkte der Haut normaler Weise nur für höhere, die Kältepunkte nur für niedere Temperaturen zugänglich sind, warum in den Zapfen der Wirbeltiernetzhaut einzelne Elemente nur durch dieses, andre nur durch jenes farbige Licht oder besser durch Ätherwellen von dieser oder jener Schwingungszahl erregt werden.

Sinnesorgane, die nur einer Art von Reizen zugänglich sind, nennt man elektive oder spezifische Sinnesorgane. So sind die menschlichen Sinnesorgane insgesamt beschaffen. Dagegen ist es wohl denkbar, daß es auch Sinnesorgane gibt, die normaler Weise auf mehrere Reizarten reagieren, wie ja die Amöbenzelle durch mechanische, chemische, thermische und optische Reize erregt wird. Solche Sinnesorgane kann man als anelektive

oder Universalsinnesorgane bezeichnen. Ihre Leistung ist aber nicht so zu verstehen, daß die verschiedenartigen Reize auch qualitativ verschiedene Wirkungen hervorbringen; sondern wie die Amöbenzelle auf die genannten Reize stets in gleicher Weise mit Einziehung ihrer Scheinfüßchen und Abkugelung ihres Zelleibes antwortet, so muß auch bei anelektiven Sinnesorganen der Reizerfolg bei verschiedenartigen Reizen gleichartig sein. Es ist nicht notwendig, daß solche Organe für alle Arten von Reizen zugänglich sind; ein Sinnesorgan ist schon anelektiv, wenn es etwa durch chemische und mechanische Reize in gleicher Weise erregt wird. Beim Menschen sind derartige Sinnesorgane unbekannt. Doch hat man Gründe, die Sinnesorgane an den Pedicellarien, den Stielzangen der Seeigel und die Haarzellen auf der Haut der Weichtiere für anelektiv zu halten.

Der Zustand der anelektiven Sinnesorgane dürfte wohl der ursprüngliche sein, aus dem die elektiven sich entwickelt haben. Es ist vielfach die Ansicht geäußert, die Tastorgane als die verbreitetsten unter den Sinnesorganen seien auch die primitivsten, und die übrigen Sinnesorgane seien nur Umwandlungen der Tastorgane. Wir finden aber einmal bei den niedersten einzelligen Tieren nicht nur eine Reaktion auf mechanische Reize, sondern ebenso auf chemische, optische und thermische. Ferner aber ist nicht zu verstehen, wie der Übergang von einem elektiven Tastorgan zu einem elektiven Sehorgan oder Riechorgan vor sich gehen soll. Aus anelektiven Sinnesorganen aber können elektive werden durch Fernhaltung einer Anzahl von Reizen und Zulassung nur einer Reizart. So ist vielleicht auch zu erklären, daß solche Sinnesorgane, die normaler Weise den inadäquaten Reizen nicht zugänglich sind, doch durch künstlich zugeführte Reize solcher Art erregt werden wie unser Auge durch Druck.

Gefühl, Gehör, Geschmack, Geruch, Gesicht, das sind die fünf Sinne, die gewöhnlich unterschieden werden. Es ist eine rein topographische Einteilung, die der Selbstbeobachtung entsprungen ist; es sind die Sinne der Haut, des Ohrs, der Zunge, der Nase, des Auges. Aber diese Einteilung ist weder erschöpfend noch rationell. Das Gefühl oder der Hautsinn umfaßt außer dem Tastsinn den davon ganz verschiedenen Wärmesinn. Geschmack und Geruch sind nahe verwandt: sie umfassen die Reaktion von Sinnesorganen auf die Einwirkung chemischer Stoffe, in einem Fall flüssiger, im andern Fall gasförmiger Stoffe; bei Wassertieren lassen sie sich nicht trennen. Außerdem gibt es noch weitere Sinne, die in dieser Einteilung nicht einbegriffen sind. Das ist vor allem der statische oder Gleichgewichtssinn: von dem Vorhandensein dieses Sinnes, dessen Organ im Ohrlabyrinth mit enthalten ist, hat der naive Mensch keine Ahnung. Auge und Ohr können in ihrer Tätigkeit unterbrochen werden durch willkürliches Abhalten der Reize; der Nase, der Zunge und dem Getast werden die Reize mehr oder weniger willkürlich zugeführt. Das Organ des Gleichgewichtssinnes aber ist ständig in Funktion; es kann nicht aus- und eingeschaltet werden wie die anderen Sinne: so wird sein Vorhandensein nicht durch die Kontrastwirkung erkannt. Außerdem gibt es noch Untergruppen des Hautsinnes, wie die Gefühle von Kitzel und Wollust.

An Stelle jener subjektiven Einteilung der Sinne wird daher besser eine objektive Einteilung nach der Natur der Reize gesetzt. Man unterscheidet demnach mechanischen, chemischen, thermischen und optischen Sinn. Der mechanische Grundsinn ist wiederum mehrfach verschieden; wir können innerhalb desselben Tastsinn, Schmerzsinn, Gleichgewichtssinn und Hörsinn unterscheiden. Der chemische Sinn zerfällt, je nach dem flüssigen oder gasförmigen Aggregatzustand der einwirkenden Stoffe, in Geschmack und Geruch.

Bisher wurde in diesen Auseinandersetzungen vom Menschen ausgegangen und dessen Sinnesleben zugrunde gelegt. Wenn wir aber das Nervenleben der Tiere betrachten wollen, so können uns Anthropomorphismen nur am weiteren Eindringen hindern; die bisherige Darlegung hat ja gezeigt, in wie vielen Punkten ihre Verhältnisse beträchtlich von den menschlichen abweichen. Vor allem dürfen wir nie vergessen, daß zahlreiche Sinnestätigkeiten des Menschen Bewußtseinsvorgänge im Gefolge haben und so eng mit ihnen verknüpft sind, daß wir in den Ausdruck für die Sinnestätigkeit im Sprachgebrauch die psychische Parallelerscheinung als unzertrennlich mit einbegreifen. Sinnestätigkeiten, die sich unter Schwelle unseres Bewußtseins abspielen, wie die Tätigkeit unseres statischen Organs, kennt der naive Mensch gar nicht. Die psychischen Vorgänge sind uns nur durch Selbstbeobachtung bekannt; wir wissen nicht, wie weit ähnliche Vorgänge auch bei anderen Tieren der Nerventätigkeit parallel verlaufen, und wenn wir das für höhere Säugetiere und Vögel vielleicht mit Recht annehmen dürfen, so wird es um so unwahrscheinlicher, je weiter wir auf der Stufenleiter der Tierreihe abwärts gehen. Es klingt sonderbar, wenn man bei einem Regenwurm oder einer Qualle von Wahrnehmen oder Empfinden spricht, wenn ein Blutegel sehen, eine Muschel schmecken soll. Um stets in der Erinnerung zu halten, daß wir nur über körperliche Vorgänge etwas aussagen wollen, die psychischen Begleiterscheinungen aber dabei gar keine Rücksicht erfahren, wäre es das beste, an Stelle der vom Menschen hergenommenen Bezeichnungen überhaupt neue Benennungen für die Vorgänge in den nervösen Organen einzuführen. Das ist aber wohl für Fachleute angängig; bei unseren Auseinandersetzungen würde jedoch die Lebendigkeit der Auffassung durch die ungewohnte Ausdrucksweise zu sehr notleiden. Nur einige wenige Ausdrücke werde ich auch hier einführen und mindestens neben den anderen anwenden: Aufnahmeorgan oder Rezeptionsorgan für Sinnesorgan haben wir schon oben gebraucht, und anstatt wahrnehmen oder empfinden soll es rezipieren oder aufnehmen heißen. Im übrigen werden wir nach Möglichkeit auch im Ausdruck von Anthropomorphismen absehen.

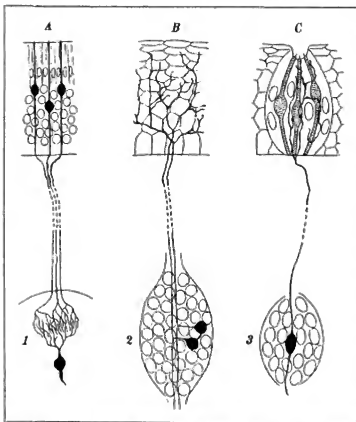


Abb. 364. *A* Primäre Sinneszelle (Riechschleimhaut eines Säugers, *1* Riechlappen mit Mitralzelle), *B* Freie Nervenendigungen (Haut eines Amphibiums, *2* Spinalganglion, in dem die Zellkörper der frei in der Haut endenden Neuronen liegen), *C* Sekundäre Sinneszellen (Geschmacksknospe eines Säugers, drei Schmeckzellen punktiert; die Zellkörper der zutretenden Neuronen liegen in einem Ganglion der Zunge *3*). Schematisch.

Nach ihrer geweblichen Beschaffenheit sind die nervösen Endorgane der Sinnesapparate natürlich durchweg Teile von Neuronen; doch sind die Endneuronen in ihrer Anordnung verschieden (Abb. 364). Entweder ist die Neuronzelle eine periphere Epithelzelle, die mit anderen Epithelzellen an der Bekleidung der Oberfläche teilnimmt und

von ihnen durch ihren Nervenfortsatz unterschieden ist. Eine solche Zelle bezeichnen wir als primäre Sinneszelle (A). Oder der Zellkörper des Neuron liegt mehr oder weniger weit von der Oberfläche entfernt, und es gehen von ihm nach zwei Seiten Fasern aus; die eine verläuft zu dem Ort der Reizaufnahme, wo sie sich, sei es zwischen den Epithelzellen der Haut oder an inneren Organen wie Muskeln oder Darmschleimhaut, meist baumförmig verästelt; die andre Faser geht zu einem Zentralorgan: in diesem Falle bezeichnet man den reizaufnehmenden Teil des Neuron als freie Nervenendigung (B). — Endlich kann eine solche Endigung zu besonderen, reizaufnehmenden Zellen in Beziehung treten, die keinen Nervenfortsatz haben, also keine Neuronen sind, sondern nur Hilfsorgane: diese nennt man sekundäre Sinneszellen (C); sie werden gewöhnlich von Endnetzen der zutretenden Nervenfasern dicht umsponnen.

Primäre Sinneszellen sind als Organe des chemischen, optischen und vielfach auch des mechanischen Sinnes bei den Wirbellosen sehr verbreitet; bei den Wirbeltieren sind sie auf die Riechschleimhaut und die Netzhaut des Auges beschränkt. Dagegen finden sich hier in großer Verbreitung sekundäre Sinneszellen, die bei den Wirbellosen bisher nicht bekannt geworden sind. Freie Nervenendigungen sind nur als Organe des mechanischen Sinnes bekannt, — wahrscheinlich dienen sie auch dem thermischen Sinn, doch sind unsere Kenntnisse über diesen ganz ungenügend.

2. Die mechanischen Sinne.

a) Der Tastsinn.

Die Erregbarkeit durch mechanische Reize, der Tastsinn, dient zur Orientierung des Körpers über die Gegenstände, die ihm unmittelbar benachbart sind und mit ihm in Berührung kommen. Es ist daher bei diesem Sinn allgemein die Verbreitung der Rezeptionsorgane über die ganze Oberfläche beibehalten, die ursprünglich wahrscheinlich auch den anderen Sinnen zukam. Aber diese Verbreitung ist keine gleichmäßige: bestimmte Punkte des Tierkörpers besitzen eine gesteigerte mechanische Reizbarkeit, und zwar sind das solche Stellen, die durch ihre Lage an der Peripherie des Körperbereichs vermehrte Beziehungen zur Umgebung haben und bei den Bewegungen des Tieres zuerst mit neuen Gegenständen in Berührung kommen: das sind die äußersten Körperenden und besondere Vorsprünge des Körpers, wie Gliedmaßen, Greiforgane u. dgl. Auf diese Weise bietet der Tastapparat dem Körper einen besonderen Schutz gegen gefährliche Berührungen; die Nahewirkung des Tastsinns wird so gleichsam in eine Fernwirkung verwandelt.

Solche Stellen, an denen die Tastorgane angehäuft sind, werden damit zu Tastwerkzeugen: so die Greifarme der Aktinien und die Tentakeln der verschiedenartigen Quallen und Rippenquallen, die Tentakeln und die Spitzen der Ambulakralfüßchen bei den Stachelhäutern, Vorder- und Hinterende der Ringelwürmer sowie ihre fühlerartigen Anhänge und Cirren. Bei den Weichtieren sind besonders die Teile, die aus der Schale hervorgestreckt werden, sehr reizbar durch Berührung, vor allem der Vorderrand der Sohle bei den Schnecken, die Siphonen und der Mantelrand bei den Muscheln; ja freischwimmende Muscheln, die einer erhöhten Orientierung bedürfen, wie Kamm- und Feilenmuscheln (Pecten und Lima) besitzen zahlreiche Tastfäden längs ihres ganzen Mantelrands. Bei den Gliederfüßlern, wo der harte Panzer die ganze Oberfläche des

Körpers überzieht und Berührungsreize unwirksam macht, sind überall nachgiebige Chitinborsten angebracht, die auf Poren des Panzers stehen und als Überträger für mechanische Reize dienen; besonders reichlich sind die Fühler und Beine mit solchen Borsten und deren Abkömmlingen bewaffnet, bei den Schmetterlingen tragen auch die Flügel Sinneshaare und -kuppeln. Die Skorpione tasten mit den Scheren, die Kanker mit dem zweiten Beinpaare. Bei höhlenbewohnenden Gliederfüßlern nimmt, bei fehlendem optischen Sinn, der Tastsinn einen größeren Anteil an der Orientierung; daher findet man häufig bei ihnen die Gliedmaßen besonders verlängert.

Auch bei den Wirbeltieren sind es gerade Vorsprünge des Körpers, die zu Tastwerkzeugen umgewandelt sind, wenn auch gerade hier die Orientierung über fernere Objekte meist vielmehr durch den chemischen und optischen Sinn geschieht. Bei vielen Fischen, besonders bei Grundbewohnern (Karpfen, Barbe, Schlammbeißer) sind an der

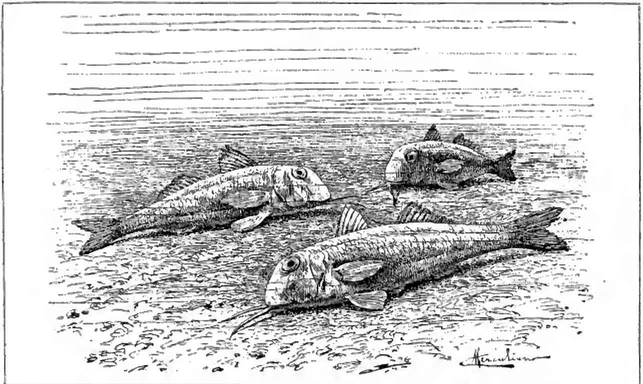


Abb. 365. Meerbarbe (Mullus barbatus L.), mit den Barteln den Grund abtastend.

Schnauze Bartfäden in wechselnder Anzahl vorhanden; zumal bei manchen Welsarten erhalten sie eine riesige Ausbildung, z. B. bei dem amerikanischen Katzenwels (Amiurus); bei der Meerbarbe (Mullus barbatus L.) (Abb. 365) sind die Barteln äußerst beweglich und werden zum Abtasten des Bodens benutzt. Der fast auf Körperlänge ausgezogene erste Flossenstrahl der sonst rückgebildeten, weit vorgerückten Bauchflossen dient als Tastwerkzeug beim Gurami (Osphromenus olfax C. V. Abb. 366) von den Sundainseln, der bei uns nicht selten als Zierfisch gehalten wird. Bei den Amphibien sind es die Enden der Gliedmaßen, bei den Reptilien häufig die Zunge, bei den Vögeln vorwiegend Schnabel und Zunge, die ausgiebig mit Tastorganen ausgestattet sind. Säuger sind Tastreizen besonders zugänglich an den Finger- und Zehenenden und an dem Ballen der Füße; aber auch der Rüssel des Elefanten und des Schweines, die Schnauze des Maulwurfs, die letzte Strecke des Wickelschwanzes bei den Neuweltaffen sind sehr reizbar für Berührung. Bei Nachttieren, wie Fledermäusen, Igeln und Mäusen, sind auch die Ohrmuscheln verlängert und dienen zum Aufnehmen von Tastreizen.

Am Menschen ist durch Versuche gezeigt worden, wie die Tastschärfe mit der Entfernung von der Körperachse zunimmt, besonders am Kopf und an den Gliedmaßen. Am größten ist sie an den Fingerspitzen und in der Nähe des Mundes. Die Entfernung zweier Zirkelspitzen muß, damit sie bei gleichzeitigem Aufsetzen als getrennt empfunden werden, verschieden groß sein, je nach dem gereizten Körperteil: an der Zungenspitze 1,1 mm; an der Fingerspitze 2,3 mm; an der Beugeseite des zweiten Fingergliedes 4,5 mm; an der Rückenfläche des ersten Fingergliedes und an der Nasenspitze 6,5 mm; am Daumenballen 9 mm; auf der Handfläche 11 mm; an der Innenseite der Fußsohle 13,5 mm; an der Stirn 22 mm; am Handrücken 31 mm; am Vorderarm 36 mm; am Brustbein 45 mm; in der Mitte des Rückens sogar 68 mm.

In manchen Fällen werden starre und elastische Apparate, die selbst nicht reizbar sind, dazu benutzt, um Berührungsreize auf ihre Ansatzstelle am Körper zu übertragen. In solcher Weise dienen lange Borsten bei vielen Borstenwürmern, die Tastfedern bei den Vögeln und die Tasthaare bei den Säugern. Tastfedern besitzen besonders nächtliche Vögel, wie Eulen (Abb. 374) und Nachtschwalben, auch manche Höhlenbrüter wie der Bartvogel; sie sind meist an der Schnabelwurzel angebracht. Tasthaare sind ebenfalls bei nächtlich lebenden Säugetieren besonders stark entwickelt; sie stehen in größerer Zahl an der Oberlippe als Schnurrhaare, aber auch über den Augen, an den Ohren, z. T. auch an den Händen. Von welcher Wichtigkeit sie für die Tiere sind, läßt sich durch einen einfachen Versuch zeigen: eine Katze findet in einer Art Labyrinth mit verbundenen Augen sehr gut ihren Weg mit Hilfe der Tasthaare; schneidet man ihr aber diese ab, so rennt sie an alle Hindernisse an.



Abb 366. Gurami (Osphromenus olfax C. V.).

Die Organe des Tastsinns sind durchaus nicht so gut bekannt, wie man bei diesem wichtigen und verbreitetsten Sinne annehmen sollte. Man vermag z. B. mit weit größerer Sicherheit zu entscheiden, ob ein Sinnesorgan dem Sehen, als ob es dem Tasten dient. Wo freie Nervenendigungen in der Haut vorkommen, darf man sie als Organe des Tastsinns ansehen; denn chemischen Reizen sind sie in solcher Lage ohne etwaige Schädigung der Epidermis nicht erreichbar, die Endorgane des optischen Sinnes sind, so viel uns bekannt, nie freie Nervenendigungen; so bliebe nur der wenig bekannte und vielleicht wenig verbreitete thermische und der mechanische Reiz für diese Organe. Bei den Schwämmen ist das Vorkommen von Sinnesorganen überhaupt fraglich. Primäre

Sinneszellen mit einem Geißelhaar sind es wohl sicher, denen man bei den Coelenteraten und Stachelhäutern mechanische Reizbarkeit zuschreiben muß; freie Nervenendigungen sind bei beiden in der Haut noch nicht nachgewiesen. Man ist in Versuchung, solche Sinneszellen als anelektive Sinnesorgane anzusehen, um so mehr, als bisher dort nur die eine Art von Sinnesorganen bekannt ist. Auch sind nur wenige Anhaltspunkte vorhanden, aus denen man eine verschiedene Verbreitung des chemischen und mechanischen Sinnes über den Körper dieser Tiere schließen könnte. Bei den Aktinien weiß man allerdings, daß die Umgebung der Mundöffnung mechanisch reizbar ist, nicht aber chemisch. Genauere Untersuchung kann da noch viel Aufklärung bringen.

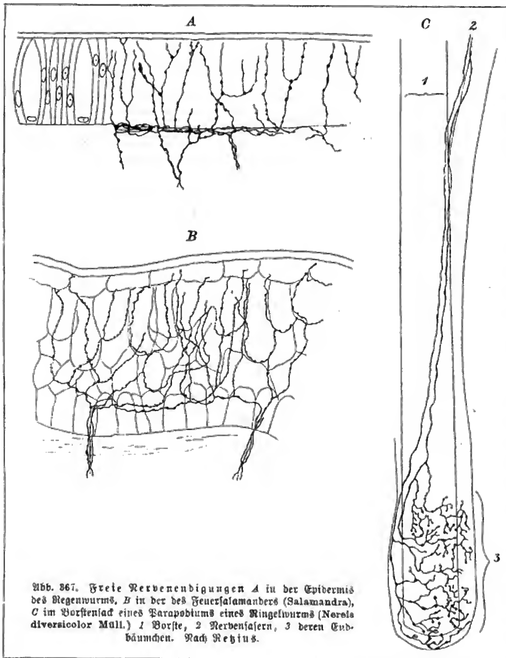


Abb. 367. Freie Nervenendigungen *A* in der Epidermis des Regenwurms, *B* in der des Feuersalamanders (Salamandra), *C* im Borstensack eines Parapodiums eines Ringelwurms (Nereis diversicolor Müll.) *1* Borste, *2* Nervenfasern, *3* deren Endbäumchen. Nach Retzius.

In der Reihe der Würmer sind freie Nervenendigungen innerhalb des Körperepithels weit verbreitet. Wir finden sie bei den Strudelwürmern, wo außerdem auch primäre Sinneszellen mit starren Tasthaaren vorhanden sind. Ebenso finden wir sie in der Haut der Saug- und Bandwürmer. Beim Blutegel und Regenwurm (Abb. 367 A) sind reichlich freie Nervenendigungen zwischen den Epithelzellen nachgewiesen, ebenso bei vielen Borstenwürmern des Meeres, bei denen auch die Wurzel der Borsten von solchen umsponnen ist (Abb. 367 C): die Borsten dienen, wie schon erwähnt, als Drucküberträger. Die hohlen Borsten und Haare der Gliederfüßer sind fast durchweg mit Nerven versehen, und zwar sind es meist freie Nervenendigungen, die in sie eintreten (Abb. 368). Auch primäre Sinneszellen kommen an borstenähnlichen Organen vor (Abb. 368 A und C); doch ist es wahrscheinlich, daß diese chemische Reize aufnehmen. Auch bei den Mollusken

sind neuerdings freie Nervenendigungen in der Haut entdeckt. — Was für Tastorgane den Manteltieren zukommen, weiß man noch nicht.

Wenn so schon bei den Wirbellosen die Beurteilung der Organe des Tastsinns nicht einfach ist, so steigert sich die Schwierigkeit bei den Wirbeltieren bedeutend. Denn hier findet man in der Haut eine große Menge verschiedener Sinnesorgane, und zugleich sind eine Anzahl von Modifikationen des Hautsinns vorhanden. Es ist ungemein schwierig, über die besondere Verrichtung jeder Art von verschiedenen Organen etwas Bestimmtes auszusagen. Der einzige Weg, um einige Anhaltspunkte zu bekommen, sind Reizversuche am Menschen und ihr Vergleich mit den Ergebnissen der anatomischen Untersuchung der menschlichen Haut; dabei müssen wir zugleich den thermischen Sinn in die Betrachtung einschließen.

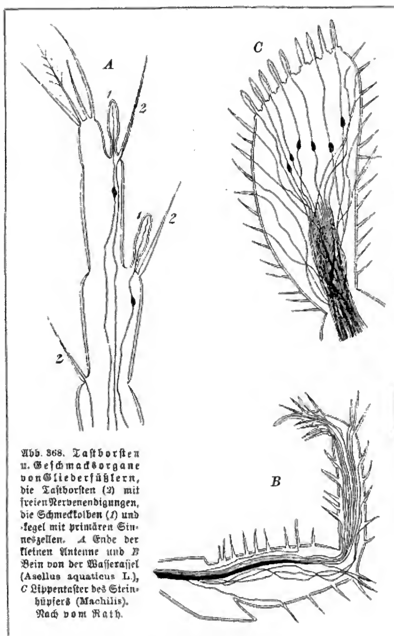


Abb. 868. Tastborsten u. Geschmacksorgane von Gliederfüßlern, die Tastborsten (2) mit freien Nervenendigungen, die Schmeckkolben (1) und -kegel mit primären Sinneszellen. *A* Ende der kleinen Antenne und *B* Bein von der Wasserassel (Asellus aquaticus L.), *C* Lippentaster des Steinhüpfers (Machilis). Nach vom Rath.

Die Haut des Menschen ist keine gleichmäßig reizbare Fläche. Die Stellen, an denen die Haut erfolgreich gereizt werden kann, sind durch Zwischenräume getrennt, die sich als unzugänglich für Reize erweisen. Außerdem aber antworten die reizbaren Punkte nicht alle auf die gleichen Reize, sondern es sind besondere Stellen vorhanden, an denen Druckreize aufgenommen werden, andere für Wärme-, noch andere für Kältereize, und schließlich noch solche, deren Reizung Schmerz hervorruft; man bezeichnet sie kurz als Druck-, Warm-, Kalt- und Schmerzpunkte.

Daß diese verschiedenen Modifikationen des Hautsinnes wirklich nebeneinander vorhanden und auf verschiedene Endorgane verteilt sind, geht auch aus einer Anzahl besonderer Erfahrungen hervor. So betäubt die Narkose den Schmerzsinn, ohne den Drucksinn aufzuheben. Bei krankhaften Lähmungserscheinungen ist zuweilen der Drucksinn aufgehoben, während die Reizbarkeit für Temperaturunterschiede fortbesteht und umgekehrt. Aber es gibt auch normaler Weise am Körper Stellen, wo nur einzelne dieser Sinnestätigkeiten nachweisbar sind, während die anderen fehlen. Die Mitte der Hornhaut des Auges und die Zähne sind nur schmerzempfindlich; Schmerz- und Temperatursinn ohne Drucksinn finden sich am Rande der Hornhaut, an der Bindehaut des Auges und an

der Eichel des männlichen Gliedes. Dagegen ist eine Stelle an der Innenseite der Backe schmerzfrei, also nur für Druck- und Temperaturreize zugänglich. Besonders beweisend für die Trennung von Warm- und Kaltpunkten ist die sogenannte paradoxe Kälteempfindung: man kann nämlich an gewissen Stellen, besonders an der Brustwarze und an der Eichel des männlichen Gliedes durch Reizung bestimmter Punkte mit einem auf über 45° C erwärmten Draht Kälteempfindung hervorrufen. Auch Reizung mittels des galvanischen Stromes gibt verschiedenartige Erfolge, je nach der Beschaffenheit der gereizten Stelle. Durch Reizversuche kann man die Verteilung der verschiedenen Punkte auf einer umschriebenen Hautfläche feststellen: am spärlichsten sind die Warmpunkte, weniger selten die Kaltpunkte; wesentlich dichter stehen die Druckpunkte und am engsten die Schmerzpunkte. Die Druckpunkte fallen an behaarten Stellen mit der Verteilung der Haare zusammen.

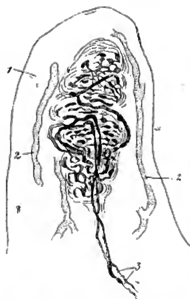


Abb. 369. Meißnersches Tastkörperchen aus der Haut des Menschen.
1 Kutispapille, 2 Blutgefäße, 3 Nervenfasern. Nach Dogiel.

Vergleicht man die gewonnenen Ergebnisse mit der Verteilung der verschieden gestalteten Sinnesorgane in der menschlichen Haut, so lassen sich vielleicht Anhaltspunkte für die Verrichtung dieser Organe oder doch einzelner von ihnen finden.

Die Sinnesorgane der menschlichen Haut sind ihrem Bau nach teils freie Nervenendigungen, teils sekundäre Sinneszellen; primäre Sinneszellen kommen hier nicht vor. Da man über ihre Funktion nur mangelhaft unterrichtet war und z. T. noch ist, sind sie meist einfach nach ihren Entdeckern benannt. Ihrer Lage nach unterscheiden sich die Organe derart, daß die einen im epithelialen Anteil der Haut, in der Epidermis gelegen sind, die anderen im bindegewebigen Anteil, der Kutis. In großer Verbreitung treten vielfach verästelte freie Nervenendigungen auf, die bis an die Grenze der Hornschicht reichen. Auch in der Kutis sind baumartig verästelte freie Nervenendigungen vorhanden. Vor allem aber finden sich hier Endknäuel freiendigender Nerven, die zu keinerlei Zellen in nähere Beziehung treten: es sind die sogenannten Krauseschen Endkolben, die Meißnerschen Körperchen (Abb. 369), und die Ruffinischen Nervenknäuel. — Sekundäre Sinneszellen kommen in zweierlei Formen vor: einmal als Merkelsche Körperchen und dann als sogenannte Kolbenkörperchen, die als Vater-Pacinische Körperchen bekannt sind. Merkelsche Körperchen (Abb. 370) liegen bei den Säugetieren in den untersten Schichten der Epidermis, bei anderen Wirbeltieren in der Kutis. An eine etwa eiförmig gestaltete Tastzelle tritt eine Nervenfaser, die sich an der Zelle zu einem sogenannten Tastmeniskus verbreitert: dieser bildet ein geschlossenes dichtes Neurofibrillennetz, das in Perifibrillärsubstanz eingebettet ist. Außerdem ist die Tastzelle von einem lockreren Nervennetz umsponnen, das zu einer anderen, dünneren Nervenfaser gehört. Die Kolbenkörperchen (Abb. 371) haben den verwickeltsten Aufbau. Das plattgedrückte, kolbig auslaufende Ende einer Nervenfaser ist von einem hellen, wahrscheinlich durch Umwandlung zweier Zellreihen entstandenen Kolben umgeben (bei den Kolbenkörperchen der Vögel (Abb. 373 B) sind diese Zellen noch vollkommen deutlich); in diesen Kolben sendet es seitliche Äste hinein; das Nervenende und seine Äste sind geschlossene dichte Neurofibrillennetze, wie die Tastmenisken der Merkelschen Körperchen; wie dort die

Tastzelle, so ist hier der Kolben außen von einem lockren Nervennetz anderer Herkunft umsponnen. Dieser ganze Apparat ist umhüllt von einer wechselnden Anzahl zelliger Lamellen, die sich wie Zwiebelschalen übereinander legen und durch flüssigkeitgefüllte enge Räume unvollkommen voneinander getrennt werden. Wenn der Kolben mit seinen Nerven wie eine Vervielfachung der Merkelschen Körperchen erscheint, so ist die Bedeutung der lamellösen Umhüllung noch nicht bekannt; vielleicht dient sie dazu, den Umfang des Körperchens, sein Tastfeld, zu vermehren. Die Kolbenkörperchen liegen in den obersten Lagen der Kutis, und zwar, wie auch die knäuelförmigen Körperchen, meist in sogenannten Kutispapillen, d. i. an Stellen, wo die Epidermis am dünnsten und daher für Druckreize und thermische Reize am meisten durchlässig ist. Merkelsche Tastzellen liegen auch in der Wurzelscheide jedes Haares, unterhalb der Einmündung der Talgdrüsen, und im Bindegewebe des Haarbalgs findet sich in gleicher Höhe ein ringförmiges Endnetz von Nervenfasern.

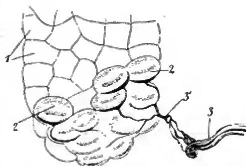


Abb. 370. Merkelsche Tastzellen in der Epidermis des Schweinsrüssels.
1 Epidermiszellen, 2 Tastzellen, 3 Markhaltige Nervenfaser, die nach Verlust der Markscheide (3') an die Tastzellen herantritt. Das lockere Fibrillennetz, das außerdem die Tastzellen umspinnt, ist nicht dargestellt. Nach Tretjatoff.

Was für Verrichtungen haben nun diese einzelnen Organe?

Die freien Nervenendigungen in der Epidermis scheinen beim Menschen die Organe des Schmerzsinns zu sein. Denn in der Mitte der Hornhaut des Auges, wo nur Schmerzempfindung nachweisbar ist, finden sich von allen Endorganen nur diese. Auch weist das Auftreten von Schmerzempfindung bei Ätzen der Haut mit Lauge, Ammoniak, Chloroform u. dgl. darauf hin, daß die gereizten Organe sehr oberflächlich liegen müssen, und freie Nervenendigungen liegen der Hautoberfläche am nächsten. Die allgemeine Verbreitung der Reizbeantwortung durch Schmerz trifft mit der Verteilung dieser Nervenendigungen zusammen.

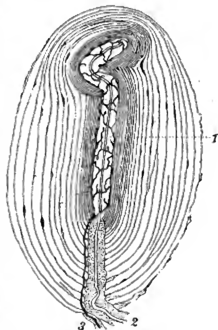


Abb. 371. Vater-Pacinisches Körperchen vom Menschen.
1 Innenkolben, 2 Nervenfaser, die in der Achse des Kolbens entlang zieht, 3 Nervenfaser, deren Endauffaserung den Kolben umspinnt, schematisch eingezeichnet. Nach Kölliker, verändert.

Die Druckpunkte liegen an behaarten Körperstellen stets in der Nähe der Haare, und zwar, da die Haare schräg eingepflanzt sind, an der Seite des Haares, wo es mit der Hautoberfläche den größten Winkel bildet. Sie kommen damit über den Nervenring des Haarbalgs und die Merkelschen Zellen der Wurzelscheide zu liegen, und es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß wir in diesen das den Druck rezipierende Sinnesorgan zu sehen haben. Auch durch Berührung der Haare werden diese Organe gereizt: das Haar wirkt dabei als Hebel und erhöht die Druckwirkung; denn wenn dabei der Ausschlag an der drückenden Stelle vermindert ist, so ist dafür die Stärke des Druckes vermehrt. Merkelsche Zellen sind also Organe des Drucksinns, und ebenso das Nervenendnetz im Haarbalg; diesem entsprechen an haarlosen Stellen wahrscheinlich die Meißnerschen Tastkörperchen. Die Verteilung der letzteren über die Handfläche stimmt mit der Verteilung der Druckpunkte gut überein: es mögen etwa 15000 Druckpunkte in der Hohlhand vorhanden

sein. Auf 1 cm^2 kommen etwa 100—200 Meißnersche Körperchen, was auf 72 cm^2 über 10000 macht; an den Fingern steigert sich ihre Zahl gegen die Spitze zu: am kleinen Finger kommen auf 1 mm^2 am ersten Gliede 3, am zweiten 8 und am dritten 21 Tastkörperchen; so mögen sich also auch gegen 15000 im ganzen ergeben. — Auch die Vaterschen Körperchen gehören mit Wahrscheinlichkeit daher. Zwar sind ihrer nur etwa 600 in der Hohlhand vorhanden; aber ihr Vorkommen in den Gelenken und in der Beinhaut der Knochen spricht dafür, daß sie als Organe des Drucksinns zu deuten sind.

Um die Organe der Temperaturempfindung zu bestimmen, sind ebenfalls einige Anhaltspunkte vorhanden. Die Randteile der Hornhaut unseres Auges besitzen nur Schmerz- und Kälteempfindung; dort liegen außer den die Schmerzempfindungen aufnehmenden freien Nervenendigungen nur Krausesche Endkolben, die also wohl der Rezeption von Kältereizen dienen; man kennt diese Organe bisher auch von der Bindehaut des Auges und der Eichel des männlichen Gliedes, sowie der Fußsohle, Fingerbeere und Haut des Oberarms. Andre Endknäuel, die Ruffinischen, im Augenlid, der Fingerbeere und an andren Orten, dienen vielleicht der Rezeption von Wärmereizen; doch haben wir dafür keinen besonderen Anhalt.

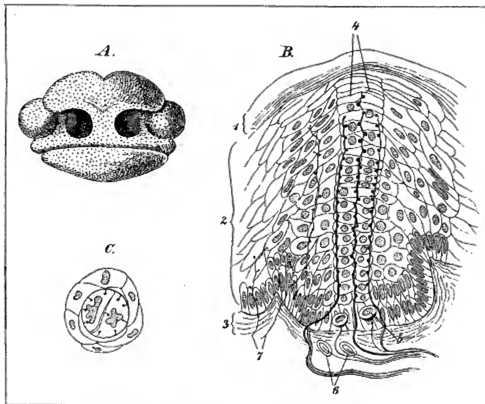


Abb. 372. Tastorgane der Maulwurfschnauze.
A Ansicht der Schnauze von vorn; die Punkte bezeichnen die Tastorgane. B Querschnitt durch die Haut der Schnauze mit einem Tastorgan; 1 Hornschicht und 2 Keimschicht der Epidermis. 3 Kutis, 4 Zellsäule mit den zugehörigen Nervenfasern, 5 Merkelsche Tastzellen, 6 Vatersche Körperchen, 7 frei in der Epidermis endende Nervenfasern. C Querschnitt durch die Zellsäule mit den in die Zellen eintretenden geknopften Nervenenden. A nach Eimer, B und C nach Huß.

Durch diese Ermittelungen am Menschen ist für die Betrachtung der Hautsinnesorgane bei den übrigen Wirbeltieren doch eine Grundlage geschaffen, wenn deren Sicherheit auch noch gar manches zu wünschen übrig läßt. Am besten ist es, die Ordnungen in absteigender Reihe vorzunehmen und mit den übrigen Säugetieren den Anschluß an den Menschen zu vollziehen.

Bei den Säugern sind die bei den Menschen gefundenen Sinnesorgane meist allgemein verbreitet, besonders die freien Nervenendigungen, die Merkelschen Tastzellen und die Vaterschen Körperchen. Meißnersche Körperchen kommen weniger häufig vor, da ja bei der dichten Behaarung der Nervenapparat der Haare sie überflüssig macht; man findet sie besonders bei den Affen an Handfläche und Lippen, bei Klammeraffen auch an der haarlosen Greiffläche des Greifschwanzes. Die Tasthaare, deren oben schon Erwähnung getan wurde, haben einen ähnlichen, aber viel reicher ausgebildeten Nerven-

apparat an Haarbalg und Wurzelscheide, wie die übrigen Haare. Außerdem enthalten sie im Haarbalg einen ausgedehnten, sie allseitig umgebenden Blutsinus; es ist aber fraglich, ob dieser mit der Druckrezeption direkt zu tun hat; wahrscheinlicher ist es, daß damit dem Tasthaar eine erhöhte Beweglichkeit gegeben wird, die ihm erlaubt, dem Zug des ansetzenden Haarmuskels leichter zu folgen.

Reich innerviert sind die Flughäute der Fledermausflügel. Bei der spätfliegenden Fledermaus (Vesperugo serotinus Keys.-Bl.) stehen auf den Flügeln im ganzen 8—10000 Sinneshaare; dazu sind auch die langen Ohren reich mit Nerven versehen. Wie fein dieser gesamte Sinnesapparat arbeitet, zeigt der freilich grausame Versuch Spallanzanis: er blendete eine Fledermaus, und ließ sie in einem Zimmer fliegen, wo Wäscheleinen kreuz und quer gespannt waren. Das Tier vermochte diesen Hindernissen auf das genaueste auszuweichen: es ertastete gleichsam die Lage der Leinen aus den von ihnen zurückprallenden Luftwellen. — Reich an Nervenendigungen sind auch die

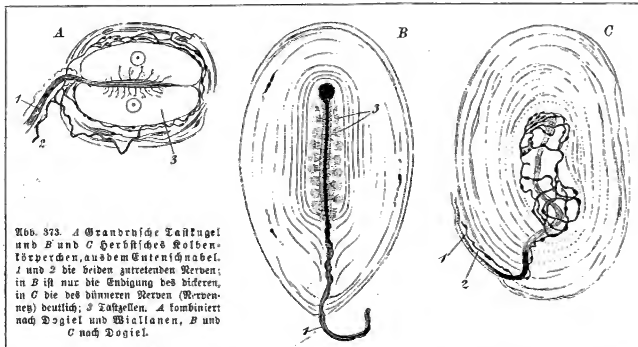


Abb. 373. *A* Grandrysche Tastkugel und *B* und *C* Herbstsches Kolbenkörperchen, aus dem Entenschnabel. *1* und *2* die beiden zutretenden Nerven; in *B* ist nur die Endigung des dickeren, in *C* die des dünneren Nerven (Nervennetz) deutlich; *3* Tastzellen. *A* kombiniert nach Dogiel und Wiallanen, *B* und *C* nach Dogiel.

nackten Schnauzenteile, so beim Hund, beim Schwein, beim Elefanten und ganz besonders beim Maulwurf. Die Maulwurfschnauze (Abb. 372) ist, in Vertretung der rückgebildeten Augen, zu einem Sinnesorgan von ungemeinem Nervenreichtum und wahrscheinlich entsprechend gesteigerter Rezeptionsfähigkeit umgewandelt. In der Epidermis der Schnauze sind Zellen zu Zellsäulen (B, *4*) angeordnet, die aus je zwei Zellreihen bestehen; an der Grenze zwischen beiden Reihen zieht eine mittlere, in der Peripherie der Säule gegen 20—40 äußere Nervenfasern einander parallel gegen die Oberfläche. Von jeder Nervenfaser treten kurze Ästchen in die Zellen der Säule (C), in denen sie mit einer knöpfchenartigen Anschwellung endigen. Gegen die Kutis erhebt sich die Epidermis unter jeder Säule zu einem pufferförmigen Vorsprung, einer „Papille“; im Grunde der Epidermispapille liegen jedesmal etwa 5 Merkelsche Tastzellen, und in der Kutis unter ihr 1—2 Vatersche Körperchen. Die ganze Schnauze enthält etwa 5000 solcher Tastsäulen, also in ihnen zusammen gegen 150000 Nervenfasern mit Endigungen in den Säulenzellen, zwischen den Zellsäulen noch Tausende von freien Nervenendigungen und dazu im ganzen noch gegen 25000 Merkelsche Tastzellen und 7500 Vatersche Körperchen.

Bei den Vögeln spielen die zelligen Tastkörperchen in der Kutis eine größere Rolle als die freien Nervenendigungen der Epidermis. Im allgemeinen finden wir bei ihnen Tastkörperchen, die den Merkelschen und den Kolbenkörperchen der Säuger entsprechen. Erstere, die Grandryschen Körperchen liegen aber in der Kutis und bestehen gewöhnlich aus mehreren Tastzellen, die jedoch in der Nervenversorgung ganz denen der Säuger ähneln (Abb. 373 A). Die Kolbenkörperchen (Herbstsche K., Abb. 373 B u. C) sind von den Vaterschen Körperchen nur durch die zellige Ausbildung des Kolbens unterschieden. Die Körperchen sind überall in der Haut verstreut; vor allem die Kolbenkörperchen finden sich in den Federbälgen, besonders reichlich an den Tastfedern (Abb. 374). Auch in der Kutis von Schnabel und Zunge der Vögel sind beiderlei Körperchen vorhanden, und zwar zeichnen sich jene Vögel, die Schnabel und Zunge besonders ausgiebig zum Tasten benutzen, durch Anhäufung solcher Körperchen an diesen Stellen aus: so Gänse und Enten, die mit Schnabel und Zunge gründelnd ihre Nahrung suchen; so die Spechte, die mit dem Schnabel die Bäume perkutieren und mit der Zunge die Beute aus Bohrlöchern im Holz holen; bei den Schnepfen, die im Morast nach Nährtieren bohren (Tafel 13), ist die vordere Verdickung des Schnabels sehr reich daran, ebenso die Zunge.



Abb. 374. Kopf vom Waldkauz (Syrnium aluco L.). Am Schnabelgrund zahlreiche Tastfedern; im inneren Augenwinkel ist die Nickhaut sichtbar.

Die Tastflecke der Reptilien erinnern im Aufbau der zugehörigen Tastorgane sehr an die zusammengesetzten Grandryschen Körperchen der Vögel und liegen wie diese in der Kutis; über diesen Organen ist die Epidermis oft verdünnt und weniger verhornt, wie das am Tastfleck des Krokodils (Abb. 375) ersichtlich ist. Auf der Schuppenbedeckung stehen die Tastflecke meist in bestimmter Anordnung (Abb. 376). Auch die Tastflecke der luftlebenden Amphibien enthalten, unter besonders beschaffenen Epithelbezirken, in der Kutis Haufen von Tastzellen. Daneben kommen überall freie Nervenendigungen vor (Abb. 367 B).



Abb. 375. Schnitt durch den Tastfleck eines Krokodils. 1 Hornschicht und 2 Keimschicht der Haut, 3 Tastzellen, 4 Nervenfasern. Nach Maurer.

Durch eine bestimmte Art von Organen des Drucksinns sind die wasserbewohnenden



Waldschnepfen (Scolopax rusticola L.).

niederen Wirbeltiere ausgezeichnet, die kiementragenden Amphibien, die Larvenzustände der übrigen Amphibien und die Fische. Es sind die sogenannten Endhügel: Haufen von birnförmigen sekundären Sinneszellen, deren jede eine lange Borste trägt, liegen in den oberflächlichsten Epidermisschichten, durch fadenförmige Stützzellen getrennt. Der zutretende Nerv umspinnt sie mit baumförmig verästelten Enden. Diese Endknospen sind über den ganzen Körper verteilt, stehen aber am Kopf am dichtesten. Bei den Amphibien stehen sie frei auf der Haut und haben einen ovalen Umriß; am Rumpf sind sie jederseits zu drei Längslinien angeordnet (Abb. 377), und zwar so, daß in der oberen Seitenlinie die Längsachse der ovalen Endhügel quer zur Längsrichtung, in der mittleren und unteren Seitenlinie dagegen parallel zur Längsrichtung steht; in den Linien am Kopf sind sie zweizeilig gestellt, und die Organe der einen Reihe sind mit ihren Längsachsen um 90° gegen die der anderen gedreht. Diese Anordnung weist darauf hin, daß es wahrscheinlich strömende Bewegungen des Wassers sind, die den adäquaten Reiz für diese Sinnesorgane bilden und die, je nach ihrer verschiedenen Richtung, eine verschiedene Kombination von Erregungen in ihnen hervorrufen. Die Endhügel werden bei den Tritonen, wenn sie im Spätsommer das Wasser verlassen und ein Winterquartier am Lande suchen, durch darüber hinwuchernde verhornte Zellkegel für die Zeit des Luftlebens geschützt; die Larven der luftlebenden Amphibien verlieren sie bei der Metamorphose und bekommen Tastflecke.

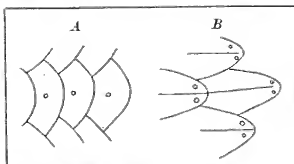


Abb. 376. Schuppen *A* von der Blindschleiche, *B* von der Ringelnatter mit Tastflecken. Nach Maurer.

Ähnliche Nervenendhügel, wie sie bei den Amphibien auf der Oberfläche der Haut liegen, finden sich bei allen Fischen mit Ausnahme der Rundmäuler in dem eigentümlichen Kanalsystem, das ihre Haut durchzieht. Die Hautkanäle (Abb. 378 A) verlaufen im Kopf in mannigfacher Verästelung, und an sie schließt sich jederseits ein Längskanal an, der am Körper entlang zieht bis zur Schwanzflosse. Die Kanäle münden von Stelle zu Stelle durch Öffnungen nach außen, und die Öffnungen des Längskanals bilden die sogenannte Seitenlinie der Fische. Im Grund der Kanäle liegen die geschilderten Endhügel verstreut und die Räume zwischen ihnen sind mit Schleim erfüllt; ehe Leydig die Sinnesorgane in ihnen entdeckte, hielt man diese „Schleimkanäle" für sezernierende Organe. Das Kanalsystem ist aus rinnenförmigen Versenkungen hervorgegangen und erhält sich bei Chimaera zeitlebens als eine offene Rinne. Das Offenbleiben der Röhren wird bei den Selachiern durch die Straffheit des umgebenden Bindegewebes gesichert; bei den Schmelzschuppern und Knochenfischen sind sie in die Schuppen, am Kopf in die Deckknochen eingesenkt.

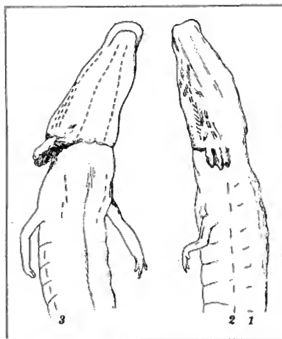


Abb. 377. Anordnung der Nervenendhügel auf der Haut des Grottenolms (Proteus anguinus Laur.) *1* dorsale, *2* seitliche, *3* ventrale Reihe von Nervenhügeln am Rumpf. Nach Malbranc.

Die Frage nach der Bedeutung der Sinneskanäle hat viele Forscher beschäftigt, lange Zeit, ohne daß klare Ergebnisse erreicht wären. Sicher steht fest, daß wir es mit Werkzeugen des mechanischen Sinnes zu tun haben. Neuere experimentelle Untersuchungen, besonders am Hecht, der sich wegen seiner ruhigen Stellung im Wasser hierzu sehr geeignet erweist, haben hier eine Entscheidung gebracht. Sie zeigen, daß Fische, denen der Nerv der Seitenlinie zerschnitten und die Sinneskanäle am Kopfe auf elektrischem Wege ausgebrannt sind, auf schwache Wasserströme, die gegen ihre Oberfläche gerichtet sind, nicht mehr reagieren; intakte Hechte dagegen beantworten diesen Reiz sofort durch Aufrichtung der hinteren Strahlen der Rückenflosse, wenn der Reiz stärker ist und länger andauert, durch Ausbreitung der ganzen Rücken-, After- und Schwanzflosse und schließlich durch Fortschwimmen. Berührung mit festen Körpern dagegen setzt diese Sinnesorgane nicht in Erregung; ja den Fischen fehlen Druckpunkte in der Haut gänzlich. Dagegen wird bei Annäherung des schwimmenden Fisches an feste Körper durch die von diesen reflektierten Strömungen des Wassers ein Reiz auf die Organe der Sinneskanäle ausgeübt, wodurch ein Anstoßen des Fisches verhindert wird: ein geblendeter, sonst normaler Hecht vermeidet beim Schwimmen die Berührung mit festen Gegenständen; ein Hecht, dem auch noch die Sinneskanäle ausgeschaltet sind, stößt an solche Hindernisse an. Die Erregung der Sinnesorgane in den Kanälen geschieht wahrscheinlich in der Weise, daß die Härchen der Sinneszellen verbogen werden durch den Schleim, den der Wasserdruck in der Kanalrichtung vorschiebt.

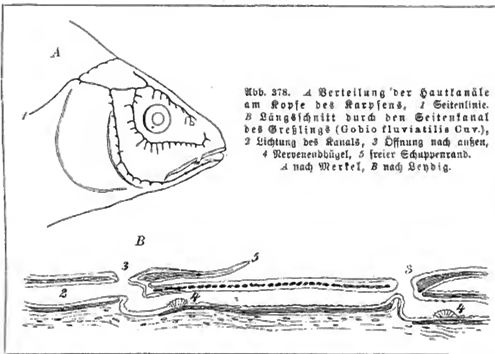


Abb. 378. *A* Verteilung der Hautkanäle am Kopfe des Karpfens, *1* Seitenlinie. *B* Längsschnitt durch den Seitenkanal des Greßlings (Gobio fluviatilis Cuv.), *2* Lichtung des Kanals, *3* Öffnung nach außen, *4* Nervenendbügel, *5* freier Schuppenrand. *A* nach Merkel, *B* nach Leydig.

Die Reizung durch leichte Wasserströmungen ist vor allem für das Schwimmen der Fische bei Nacht und in getrübtem Wasser von Bedeutung. Wanderfische, wie Lachse und junge Aale, würden ohne diese Organe, die ihnen seitliche Strömungen anzeigen, nicht in die zahlreichen Nebenarme eines Flußgebietes hineinfinden. Vielleicht ist es auch von Wichtigkeit, daß die Fische durch verschieden starke Reizung der Endhügel in den Sinneskanälen über die Stärke der Wasserströmung orientiert werden und darauf mit mehr oder weniger schnellem Gegenschwimmen reagieren: „ohne dieses Organ würden mit der Zeit alle Fische aus den Strömen schließlich herausgeschwemmt werden.“ Wenn bei den Liebesspielen die Männchen der Wassermolche und vieler Fische heftig auf das Weibchen losschießen und dicht vor ihm anhalten, so sind es beim Weibchen wahrscheinlich ebenfalls diese Organe, die dadurch erregt werden. Starke Strömungen

im Wasser, die den Körper des Fisches von der Stelle bewegen und drehen, kommen in den Statolithenorganen und Bogengängen des Labyrinths (vgl. unten) zur Rezeption.

Je mehr wir uns vom Menschen entfernen, desto schwieriger sind die Analogien mit seinen Hautsinnesorganen durchzuführen. Bei den Fischen sind Schmerzpunkte nachgewiesen, am Kopf dichter als am Rumpf, und wahrscheinlich entsprechen ihnen ebenfalls freie Nervenendigungen; für die übrigen Wirbeltiere fehlen Ermittelungen nach dieser Richtung. Bei den Wirbellosen sind die freien Nervenendigungen häufig die einzigen Organe des Drucksinns; ob es bei ihnen eine Reizwirkung gibt, die dem Schmerz beim Menschen zu vergleichen ist, bleibt sehr zweifelhaft. Bei manchen Wirbellosen dienen dem mechanischen Sinn allem Anschein nach auch primäre Sinneszellen; bei Wirbeltieren ist das nie der Fall.

Bei höheren Tieren kennt man auch Organe des mechanischen Sinnes im Innern des Körpers. Sie werden durch Veränderungen im Zustande der betreffenden Körperteile gereizt und veranlassen Reaktionen auf solche Veränderungen. Rezeptionsorgane, die wahrscheinlich durch Druck reizbar sind, finden sich in verschiedener Ausbildung an Muskeln und Sehnen, an Gelenken, in den Mesenterien und im Bauchfell; solche sind bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugern in verschiedener Ausdehnung gefunden. Der Mensch wird durch solche Organe über die Anspannung und Erschlaffung seiner Muskeln und über deren Kraftaufwand bei der Zusammenziehung unterrichtet; meist bleiben diese Vorgänge unter der Schwelle des Bewußtseins und sind an der Regulierung der Bewegungen hervorragend beteiligt. Wie sehr aber die Reizung dieser Sinnesorgane bei unserer Orientierung durch den Tastsinn beteiligt ist, das geht aus der Tatsache hervor, daß wir z. B. mit der Zunge, bei der ja der Drucksinn an der Oberfläche sehr fein ausgebildet ist, wo aber die tieferen Drucksinnesorgane spärlich sind oder fehlen, den Puls nicht zu fühlen vermögen. Auch Schmerzsinnesorgane kommen beim Menschen in manchen tieferen Teilen des Körpers vor: so erweist sich das Bauchfell bei chirurgischen Operationen als überaus schmerzempfindlich. Ob auch die Gefühle des Hungers und Durstes, des Übelbefindens und ähnliche auf sensorische Nervenendigungen im Körper zurückgehen, wissen wir nicht.

b) Der statische Sinn und seine Organe.

Eine eigenartige Modifikation des mechanischen Sinnes ist der sog. statische Sinn. Weit verbreitet finden sich bei den Wirbelloſ n Sinnesorgane, die regelmäßig zwei Bestandteile enthalten: eine Anzahl mit steifen Haaren ausgestatteter primärer Sinneszellen und ein oder mehrere schwere Körperchen, „Steinchen", die auf diese Haare einen Druck ausüben. Zuweilen sitzen die Steinchen mit einem Stiel als klöppelartige Gebilde an der Wand fest, und die Sinnesborsten entspringen entweder von benachbarten Wandteilen oder stehen auf dem Klöppel (Abb. 379 A und B): so ist es bei vielen Quallen. Meist aber bildet das ganze Organ eine Grube (Abb. 379 C) oder eine geschlossene Blase, von deren Wand die Sinnesborsten ausgehen; auf den Borsten ruht dann freischwebend oder zuweilen an den Borstenenden befestigt, der Stein. Ähnliche Organe besitzen alle Wirbeltiere; nur sind die rezipierenden Zellen hier sekundäre Sinneszellen.

Diese Organe wurden früher für Hörorgane gehalten. Versuche haben aber gezeigt, daß die meisten Wirbellosen, insbesondere die Wasserbewohner, auf Schall gar nicht reagieren. Wenn sie es aber doch tun, wie die Garnelen (Palaemon, Palaemonetes), so geschieht das auch dann noch, wenn ihnen jene Sinnesorgane entfernt sind. Es ist

ja nicht möglich, Schall ohne Erschütterung im Wasser zu erzeugen; daß die in das Wasser übergeleiteten Schallwellen die Tastorgane reizen, können wir mit der Hand in erwärmtem Wasser wahrnehmen. Häufig sind auch die Bläschenorgane tief in weiches, unelastisches Gewebe eingebettet, wie bei den Weichtieren, so daß Schallwellen gar nicht zu ihnen gelangen können. Und was sollten Hörorgane bei Wassertieren? Aus freier Luft dringt fast kein Schall ins Wasser, und im Wasser wird fast kein Schall erzeugt. Das alles spricht gegen eine solche Deutung.

Dagegen ist durch zahlreiche Versuche an verschiedenen Tieren sicher gestellt, daß bei Entfernung jener Sinnesorgane Störungen in der Ruhelage und in den Bewegungen der Tiere eintreten. Man sieht in ihnen jetzt allgemein Organe des Gleichgewichtssinnes oder statischen Sinnes. Die Steinchen bezeichnet man dementsprechend als Statolithen, die Bläschenorgane als Statocysten.

Es ist leicht, sich von der Wirkungsweise dieser Organe eine Vorstellung zu machen. Der Statolith wird infolge seiner Schwere stets einen Druck senkrecht nach unten ausüben; er wirkt daher auf die jeweils senkrecht unter ihm befindlichen Sinnesborsten am stärksten, also bei jeder anderen Lage des Tieres immer wieder auf andere. Somit ist

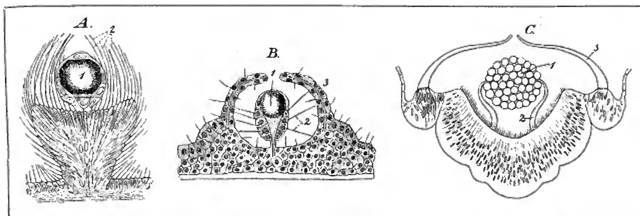


Abb. 379. Statolithenorgane der Medusen Cunina (A) und Rhopalonema (B) und der Rippenqualle Callianira (C). 1 Statolith, 2 Sinneshaare, 3 äußere Umhüllung des Organs. Nach Hertwig

jede Körperlage mit bestimmten Erregungen in diesem Sinnesorgan verknüpft. Diese lösen ihrerseits im zentralen Nervensystem zweckentsprechende Reflexbewegungen aus, wodurch die normale Gleichgewichtslage wieder hergestellt wird. Die Schwerkraft wirkt auf den Statolithen, gleichgültig ob er frei auf der Oberfläche des Tieres oder in einem Bläschen tief im Innern des Körpers liegt.

Der Bau der Statolithenorgane zeigt bei aller Gleichartigkeit in den Grundzügen doch mannigfache Abwechselung. Die Lage ist sehr verschieden: oberflächlich am Körper liegen die Statolithenorgane bei Quallen und Rippenquallen; bei Würmern und Mollusken haben die Statocysten ihren Platz in der Nähe des Gehirnganglions bzw. Pedalganglions, bei der Holothurie Synapta ragen sie vom Radialnerven aus in die Leibeshöhle vor; bei den zehnfüßigen Krebsen liegen die Statocysten im Basalglied der ersten Antenne, bei den Schizopoden dagegen im Innenaste des letzten Hinterleibsbeinpaares. Klöppelartig an der Wand befestigte Statolithen kommen außer bei vielen Quallen nur noch in der Statolithenblase freischwimmender Manteltiere, der Appendikularien und Ascidienlarven vor. Von Randquallen sind in der Abb. 379 A und B solche gezeichnet; bei den Scyphomedusen liegt der Statolith am Ende des keulenförmigen Randkörpers und wirkt wohl nur durch verschiedenen Druck auf den äußerst nervenreichen Randkörper-

stiel — hier ist der einzige Fall, wo Sinnesborsten nicht vorkommen. Statolithenbläschen wiederum, Statocysten, können sehr verschieden gebaut sein: sie sind offen oder geschlossen, und zwischen beiden Zuständen finden sich Übergänge. Bei den Rippenquallen (Abb. 379 C)

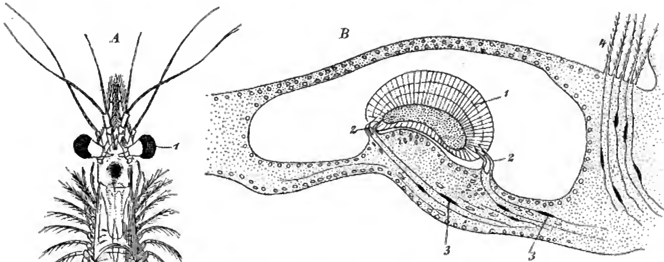


Abb. 380. *A* Leptomysis gracilis Sars, ein Spaltfußkrebs. *1* Facettenaugen, *2* Statocyste, *3* Brutsack. Nach G. O. Sars. *B* Statocyste von Mysis im Medianschnitt. *1* Statolith, *2* Sinneshaare, *3* Sinneszellen, *4* Sinnesborsten der Oberfläche. Nach Bethe.

ist der Schluß der am aboralen Pol oberflächlich gelegenen Cyste durch kuppelartig gewölbte starke Wimpern (*3*) besorgt, und unter der Kuppel ist auf vier „Federn", d. i. verschmolzenen Sinnesborstenbündeln (*2*), der Statolith beweglich aufgehängt. Weit offen, und nur durch starre Härchen verschlossen ist die Statocyste bei den zehnfüßigen Krebsen. Dagegen entsteht bei den Schizopoden (Mysis, Abb. 380) die Statocyste zwar ebenfalls durch Einstülpung, schließt sich aber durch Zusammenneigen der Ränder fast völlig nach außen ab. Bei den Mollusken entsteht sie durch Einstülpung des Epithels und bleibt mit der Oberfläche bei manchen Muscheln, z. B. Mytilus (Abb. 381), durch einen langen Kanal in offener Verbindung; bei den Tintenfischen schließt sich dieser Kanal, bleibt aber noch in Spuren bestehen; bei den Schnecken zeigt das erwachsene Tier nichts mehr von demselben. Auch bei manchen Ringelwürmern (Branchiomma) hat die Statocyste offene Verbindung nach außen. — Bei vielen Mollusken, z. B. Muscheln, finden sich außer den Sinnesborsten auch noch Flimmerhaare in den Statocysten, durch deren Schlag die zahlreichen kleinen Statolithen in Bewegung gesetzt werden. Außerordentlich verwickelt gebaut sind die Statocysten der Tintenfische: von der Wandung ragen Zapfen in größerer Anzahl in die Höhlung der großen Blase; die Sinnesepithelien sind auf bestimmte Stellen beschränkt, und es sind neben dem Hauptstatolithen mehrere Häufchen kleiner Kriställchen vorhanden; dazu kommen schmale Bänder von Sinnesepithel,

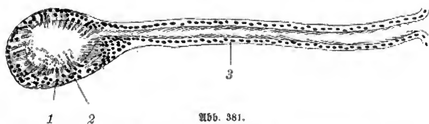


Abb. 381.
Statocyste einer Mießmuschel Mytilus galloprovincialis Lam. *1* Sinneszellen mit Härchen, *2* Statolithen, *3* Einstülpungskanal. Nach List.

die sogenannten Cristae staticae, auf denen keine statolithenartigen Gebilde ruhen, die vielmehr eher dazu bestimmt erscheinen, bei Drehbewegungen des Tieres durch die Strömungen der Bläschenflüssigkeit in einer oder anderer Richtung gereizt zu werden. — Die Zahl der Statolithenorgane beträgt bei Quallen acht oder (bei Randquallen) ein vielfaches davon. Bei den Rippenquallen ist nur ein solches vorhanden. Bilateralsymmetrische Tiere haben paarige statische Organe, die ergänzend zusammenwirken.

Die Statolithen entstehen in den Blasen meist durch Abscheidungen wandständiger Zellen: so werden die schön regelmäßig konzentrisch geschichteten Statolithen der Schwimmschnecken (Abb. 382) gebildet, die aus kohlensaurem Kalk und organischer Grundsubstanz bestehen; bei Mysis (Abb. 380 B) hat der Statolith einen organischen Kern mit einer konzentrisch aufgelagerten kristallinischen Hülle, die sich hier als Fluorcalcium erweist. Zuweilen sind zahlreiche Statolithen in jeder Cyste vorhanden, wie bei Muscheln und Schnecken. Die Statolithen der zehnfüßigen Krebse bestehen aus Fremdkörpern, die das Tier nach jeder Häutung, wobei auch die Blasenauskleidung mitsamt den Statolithen abgestoßen wird, aufs neue hineinbringt, und die durch eine abgesonderte Grundsubstanz zu einem einheitlichen Stein verbunden werden. An frisch gehäuteten Garnelen (Palaemon) kann man beobachten, wie sie eifrig auf dem Boden des Gefäßes mit den Scheren herumgreifen und diese dann an die Statocyste führen. Die eingeführten Steinchen sind zu klein, als daß man sie dabei mit bloßem Auge sehen könnte. Setzt man aber den Krebs gleich nach der Häutung in ein Gefäß mit filtriertem Wasser, auf dessen Boden Harnsäurekriställchen verstreut waren, so findet man dann, daß die Statolithen in der Cyste aus solchen Kristallen bestehen.

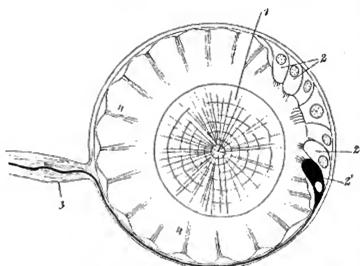


Abb. 382. Statocyste einer Schwimmschnecke (Pterotrachea.)

1 Statolith, 2 Sinneszellen, von denen eine 2' in ihrem Verlaufe dargestellt ist wie bei elektiver Färbung, 3 Nerv des Organs, 4 Borstenzellen, deren Borsten den Statolithen tragen. In Anlehnung an Claus.

Auf diese Eigentümlichkeit der zehnfüßigen Krebse gründet sich einer der schönsten Versuche über die Bedeutung der Statocysten. Eine Garnele (Palaemon, Abb. 383) wurde nach der Häutung auf Eisenstaub gesetzt und füllte diesen in ihre Statocysten. Diese eisernen Statolithen lassen sich nun durch den Elektromagneten beeinflussen: läßt man den Magneten von der Seite einwirken, so dreht sich der Krebs mit dem Rücken vom Magneten fort, und zwar um so mehr, je näher man den Magneten bringt. Es wirken jetzt auf den Statolithen zwei Kräfte ein: die Anziehung der Erde und die des Magneten; die Resultante der beiden Kräfte läßt dann den Statolithen, der vorher senkrecht nach unten drückte, schräg in der Richtung gegen den Magneten drücken, d. h. in der gleichen Weise, als ob der Krebs unter normalen Umständen mit dem Rücken gegen den Magneten gedreht wäre. Um aus dieser scheinbaren Schrägstellung herauszukommen, macht das Tier eine entsprechende Drehung nach der entgegengesetzten Seite (Abb. 384). Es ist derselbe Vorgang, wie die Schrägstellung eines in der Manege laufenden Pferdes, wo auf die Statolithen außer der Schwere die Zentrifugalkraft einwirkt.

Die Beziehung des statischen Organs zur Erhaltung der normalen Orientierung ist auch an anderen Tieren durch unzweideutige Versuche erwiesen. Die Rippenqualle Beroë

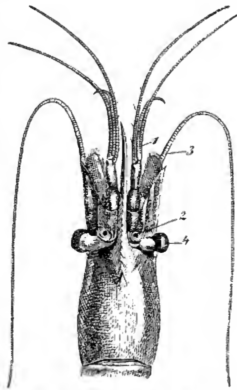


Abb. 383. Vorderhälfte einer Garnele (Palaemon) von der Rückenseite.
1 vordere Antennen, *2* die in deren Basalglied gelegenen Statocysten, *3* hintere Antennen, *4* Stielaugen. Nach Kreidl.

vermag sich nach Entfernung des Statolithenorgans nicht mehr aktiv in die gewöhnliche Gleichgewichtslage einzustellen, wenn man ihr eine andere Stellung gibt. Der Tintenfisch Eledone zeigt Störungen beim Schwimmen, wenn er der Statocysten beraubt ist: er rollt um die Längsachse, schwimmt längere Zeit in der Rückenlage, was normale Tiere nie tun, und überpurzelt sich zuweilen. Besonders auffällig werden diese Störungen, wenn man das Tier zugleich blendet; wenn sie aber ihre Statocysten noch haben, schwimmen geblendete Tiere völlig normal. Auch das Spaltfußkrebschen Mysis schwimmt nach einer solchen Operation in der Rückenlage, während es sich normaler Weise in labilem Gleichgewicht, mit dem Bauch nach unten, hält; auf dem Boden aber vermag das Tierchen sich mit Hilfe des Tastsinns zu orientieren und nimmt wieder die Bauchlage ein. Ähnlich wirkt die Entfernung der Statocysten bei der Garnele Penaeus. Hummerlarven, die man in filtriertem Wasser hält und damit hindert, nach der Häutung ihre Statocysten zu füllen, rollen und schwimmen mit der Bauchseite nach oben.

Statische Organe kommen durchaus nicht allen Wirbellosen zu. Die Tiere, bei denen wir sie finden, können wir nach ihrer Lebensweise in zwei Gruppen einordnen. Die einen sind gute Schwimmer: dahin gehören Quallen und Rippenquallen, manche acoele Strudelwürmer, unter den Weichtieren die Schwimmschnecken, Pteropoden und manche Tintenfische, unter den Krebsen die Spaltfußkrebse und eine Anzahl zehnfüßiger Krebse; auch die Appendicularien und die Larven der Ascidien unter den Manteltieren sind hierher zu rechnen. — Die andere Gruppe sind langsam bewegliche Tiere, von denen manche sogar zeitweilig festsitzen: teils leben sie im Sande wühlend, wie der Köderwurm (Arenicola) und die Holothurie Synapta, teils sind sie zeitweilig rings von ihren Gehäusen umschlossen, wie die Röhrenwürmer, Schnecken und Muscheln.

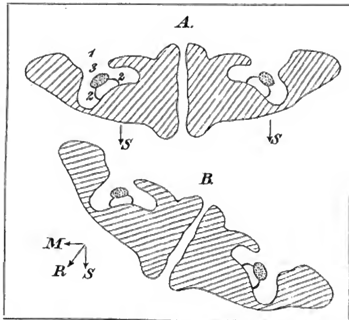


Abb. 384. Schematischer Schnitt durch die Basalglieder der vorderen Antennen von Palaemon, *A* bei normaler Stellung, *B* bei Einwirkung des Magneten von links; die Resultante *R* aus der Magnetwirkung *M* und der Schwerkraft *S* wirkt jetzt ebenso auf die Statolithen wie unter normalen Verhältnissen die Schwerkraft (*S* in *A*); der Krebs hat daher das „Gefühl" normaler Körperhaltung.
1 Öffnung der Statocyste, *2* Sinnesborsten, *3* Statolith.

Das Gemeinsame in der sonst so verschiedenen Lebensweise dieser Tiere ist, daß sie zeitweilig von einem gleichmäßigen Medium rings umschlossen sind, die Schwimmer vom Wasser, die Wühler von Sand, die Gehäusebewohner von der Wandung ihrer Wohnungen. An der Grenze

zweier verschiedener Medien, am Boden des Wassers, oder auf dem Lande, genügt der Tastsinn zur Orientierung, zur „Unterscheidung", menschlich gesprochen, von oben und unten. Doch versagt dieser Sinn, wenn das umgebende Medium keine Verschiedenheit bietet: die Tastapparate werden stets in gleicher Weise erregt, ob die Tiere mit dem Rücken nach oben, nach unten oder nach der Seite liegen. Die Sehorgane können allerdings bei der Orientierung mitwirken, aber nur am Tage, und bei den Gehäusebewohnern auch dann nicht, wenn das Tier in sein Gehäuse eingezogen ist. Die Schwerkraft dagegen wirkt stets in gleicher Richtung, und die Statolithen drücken auf ihren Sinnesapparat stets in der durch die Körperlage bedingten Weise, also anders bei Bauchlage, bei Seitenlage und bei Rückenlage.

Allerdings treffen wir bei vielen geschickten Schwimmern und auch bei Fliegern, die sich ja in der Luft unter denselben Bedingungen befinden, keine Statolithenapparate, so bei allen fliegenden und schwimmenden Insekten. Aber diese bewegen sich in stabilem Gleichgewicht, sie werden durch unmittelbare Einwirkung der Schwerkraft eingestellt: der Rückenschwimmer (Notonecta) mit dem Bauch nach oben, da er an der Bauchseite seinen Atemluftvorrat hat und dadurch auf dieser Seite leichter ist; der gelbrandige Schwimmkäfer (Dytiscus) schwimmt mit dem Rücken nach oben, da er die Atemluft unter den Flügeldecken trägt. Bei den fliegenden Insekten sind die Flügel stets so hoch eingelenkt, daß der Schwerpunkt unter ihrer Ansatzstelle liegt, der Rücken also nach oben sehen muß.

Dagegen kommen bei nackten festsitzenden Tieren und bei Kriechern keine Statolithenorgane vor. Die Quallen haben solche, den verwandten Polypen fehlen sie; die Ascidienlarven verlieren ihre Statolithen bei der Metamorphose, die sie ihrer freien Beweglichkeit beraubt. Die Krabben (Carcinus u. a.) mit ihrem stabilen Gleichgewicht besitzen zwar Statocystengruben, aber sie haben keine Statolithen darin, und es ist fraglich, ob das in den Gruben bleibende Seewasser diese ersetzen kann; bei ihren freischwimmenden Larven aber, den Zoëen, sind Statolithen vorhanden. Ausnahmen machen die nackten Schnecken und die nichtschwimmenden langschwänzigen Krebse, z. B. Flußkrebse und Hummer, die wie ihre gehäusetragenden bzw. freischwimmenden Verwandten statische Organe besitzen, als Erbstück von anders lebenden Vorfahren.

Auch den Wirbeltieren kommt ein statisches Sinnesorgan zu, das dem der Wirbellosen in der Art seiner Funktion entspricht: Statolithen, die auf Härchen von Sinneszellen ruhen und diese reizen durch Bewegungen, die sie durch Lageveränderungen oder durch Änderung in der Geschwindigkeit der Ortsbewegung erfahren. Sie sind nicht in eine enge Blase eingeschlossen, wie bei den meisten Wirbellosen, sondern liegen, wie die Statolithen der Tintenfische, in einem größeren Hohlraum, der hier den Namen Labyrinth führt und noch weitere Sinnesorgane von andersartiger Bedeutung enthält. Der Labyrinthapparat ist allgemein verbreitet bei den Wirbeltieren und fehlt nur dem Amphioxus; er besteht aus zwei unregelmäßig gestalteten Blasen, die zu beiden Seiten des verlängerten Markes im Kopfskelett eingebettet liegen. Die Blasen stammen, ganz ähnlich wie die Statocysten der Wirbellosen, vom Ektoderm; sie entstehen als grubenförmige Einstülpung der Epidermis, die sich in die Tiefe senkt und von der Oberfläche abschnürt. Der Kanal, durch den das Labyrinthorgan zunächst mit der Oberfläche verbunden bleibt, der endolymphatische Gang, erhält sich bei den Selachiern zeitlebens mit freier Mündung offen, bei den übrigen Wirbeltieren endet er blind im Kopfskelett.

Die Labyrinthblase ist nur bei den Rundmäulern etwas einfacher gebaut; bei allen übrigen Wirbeltieren zeigt sie den verwickelten Aufbau aus blasen- und röhrenförmigen

Abschnitten, der ihr eben den Namen „Labyrinth" eingetragen hat (Abb. 385). Sie setzt sich hier aus zwei Hauptabschnitten zusammen, einem oberen, dem sogenannten Utriculus, und einem unteren, dem Sacculus, die durch eine Einschnürung voneinander getrennt sind. An den Sacculus schließt sich auf der Medianseite überall der schon genannte endolymphatische Gang (*12*), und nach hinten geht von ihm ein bei den verschiedenen Abteilungen sehr wechselnd gestalteter Auswuchs ab, die Lagena (*11*). Vom Utriculus dagegen nehmen die drei halbkreisförmigen Kanäle, die Bogengänge, mit ihren beiden Enden ihren Ursprung. Die drei Bogengänge sind so angeordnet, daß die drei Ebenen, die man durch sie legen kann, aufeinander senkrecht stehen: zwei der Gänge stehen senkrecht und stoßen unter rechtem Winkel zusammen, der eine (*3*) sieht schräg nach vorn, der andere (*5*) schräg nach hinten; der dritte Gang (*4*), der nach außen gerichtet ist, steht wagerecht. Sie sind also nach den drei Richtungen des Raums orientiert, gleichsam ein von der Natur gegebenes Koordinatensystem. Wo die beiden senkrechten Gänge zusammenstoßen, münden sie mit einem gemeinschaftlichen Schenkel in den Utriculus. Die anderen beiden Einmündungen der senkrechten und die vordere Einmündung des wagerechten Ganges sind jede zu einer sogenannten Ampulle (*6*, *7*, *8*) erweitert.

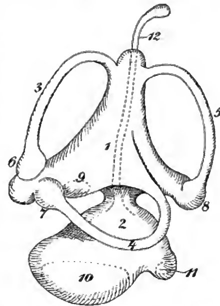


Abb. 385. Schema des linken Labyrinthbläschens eines Wirbeltiers, von außen gesehen.
1 Utriculus; *2* Sacculus; *3*, *4*, *5* die Bogengänge mit ihren Ampullen *6*, *7*, *8*; *9*—*11* Sinnesepithelien mit Statolithen, die sog. Macula utriculi, sacculi und lagenae; *12* endolymphatischer Gang. Nach Wiedersheim.

In dem Labyrinth befinden sich eine ganze Anzahl von Stellen mit Sinnesepithelien, die ganz ähnlich gebaut sind, wie die Nervenhügel in den Seitenkanälen der Fische: sie bestehen aus sekundären Sinneszellen, deren jede eine starre Borste trägt, und dazwischen stehenden Stützzellen (Abb. 386). Die Nervenfasern splittern sich unter den Sinneszellen auf und umspinnen sie mit ihren Endbäumchen. Solche Flecken von Sinnesepithelien finden sich in den drei Ampullen der Bogengänge, im Utriculus, im Sacculus, in der Lagena und schließlich noch ein kleinerer Fleck von wechselnder Lage, die Macula neglecta, die bei den Säugern fehlt. Von diesen Sinnesepithelbezirken tragen diejenigen im Utriculus und Sacculus, und bei den Fischen auch in der Lagena, Statolithen, die auf den Härchen der Sinneszellen ruhen. Bei den Fischen sind es große zusammenhängende Steine aus kohlensaurem Kalk, bei den übrigen Wirbeltieren bestehen sie aus zahlreichen kleinen, miteinander verklebten Kriställchen und bilden den sogenannten Hörsand. — Der Innenraum des Labyrinths ist mit einer eiweißhaltigen Flüssigkeit, der Endolymphe, erfüllt.

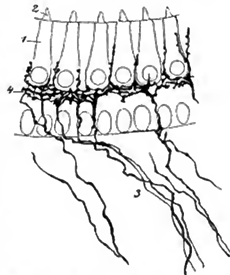


Abb. 386. Nervenendigungen an der Macula sacculi einer jungen Maus. *1* Sinneszellen mit Sinneshaar *2*. *3* Nervenfasern (mit Chromsilber imprägniert), *4* deren Endbäumchen; in der Tiefe des Epithels die Kerne der Stützzellen. Nach v. Lenhossék.

Das ganze epitheliale Labyrinthbläschen liegt in Bindegewebe eingebettet, und dieses ist wieder von dem Knorpel oder Knochen der Schädelkapsel umschlossen. In dem Bindegewebe ist nahe der Labyrinthwand rings um das ganze Labyrinth ein zusammenhän-

gender Lymphraum entstanden, der perilymphatische Raum. Das Gebilde in diesem Raum, also das epitheliale Labyrinthbläschen mit seinem Bindegewebsüberzug, heißt das häutige Labyrinth; die knorpelige oder knöcherne Hülle, die dessen Form im gröberen wiederholt, ist das knorpelige oder knöcherne Labyrinth.

In der ganzen Wirbeltierreihe zeigt der obere Teil des Labyrinths, der Utriculus mit seinen Bogengängen, in den Grundzügen den gleichen Bau. Der untere Teil dagegen, der Sacculus mit seinen Anhängen, wird mehr und mehr differenziert und bekommt immer größere Bedeutung: die Lagena, die bei den Fischen noch kaum gesondert

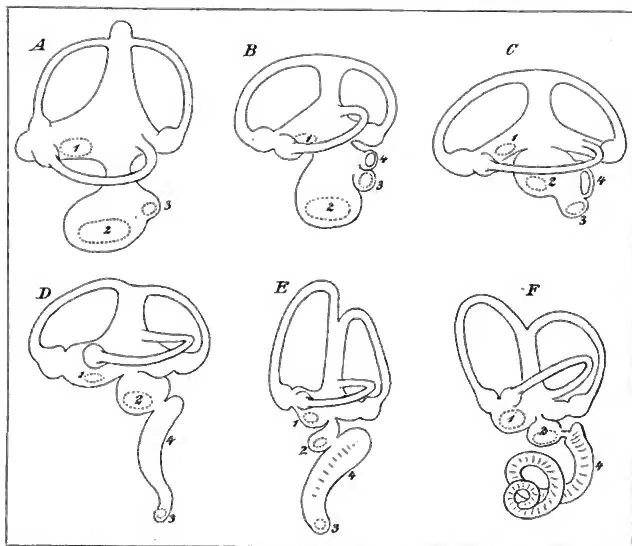


Abb. 387. Schema des linksseitigen Labyrinths von Knochenfisch (*A*), Frosch (*B*), Schildkröte (*C*), Krokodil (*D*), Vogel (*E*) und Säuger (*F*).
1 Macula utriculi, 2 Macula sacculi, 3 Macula lagenae, 4 sog. Basalpapille. Der endolymphatische Gang ist überall fortgelassen.

ist, wird zunehmend umfangreicher, bis sie bei den Säugern das hochentwickelte Gebilde der Hörschnecke darstellt (Abb. 387). Das übrige Labyrinth bildet mit seinen Statolithenapparaten ein statisches Sinnesorgan, dessen Verrichtungen allerdings gegenüber den Statocysten der Wirbellosen (die Tintenfische vielleicht ausgenommen) durch die Bogengänge eine Vermehrung erfahren haben. Die Lagena aber, die bei den Fischen noch zum statischen Organ gehört, bildet sich von den Amphibien an zum Hörorgan aus, unter Ausdehnung und Verwicklung ihres Sinnesapparates. Zugleich tritt das ganze Labyrinthorgan von den Amphibien an in Beziehung zur Außenwelt: es lagert sich dicht an die erste Kiementasche, die bei den Selachiern als Spritzlochkanal fortbesteht, bei den

Knochenfischen dagegen rückgebildet ist; nach außen ist sie durch eine elastische Haut, das Trommelfell, verschlossen, innen mündet sie wie bei den Selachiern in die Mundhöhle, durch die sogenannte Eustachische Röhre. Aus der ersten Kiementasche wird so das Mittelohr; Teile des Kiemenskeletts, die ihrer Wand anliegen, gelangen, durch Erweiterung des Hohlraums in diesen hinein und werden zu schalleitenden Apparaten, den Hörknorpeln bzw. Hörknöchelchen. Durch schützende Verlagerung des Trommelfells in größere Tiefe entsteht von den Reptilien an ein äußerer Gehörgang, zu dem schließlich bei den Säugern als Hilfsapparat noch die Ohrmuschel hinzukommt.

Der größte und ursprüngliche Teil des Labyrinthapparats ist also ein statisches Organ, und im Anschluß an dieses entwickelt sich erst der Hörapparat aus der Lagena, die bei den Fischen ganz gering ausgebildet ist und nur ein Statolithenorgan enthält. Danach fehlt den Fischen der Hörapparat der übrigen Wirbeltiere; wenn sie nicht anderswo einen Ersatz haben, müssen sie also taub sein. Das widerspricht allerdings der allgemeinen Annahme des Volkes. Die Fischer gehen bei ihrer Arbeit möglichst geräuschlos vor, um ihre Beute nicht zu verscheuchen. Mehrfach ist auch behauptet worden, daß die Fische in Teichen durch ein Glockenzeichen zur Fütterung herangelockt werden; bei genauer Untersuchung jedoch, wie sie von Kreidl an den Teichen des Stifts Kremsmünster in Oberösterreich ausgeführt wurde, erwies sich diese Annahme als irrtümlich: schleicht man vorsichtig an das Teichufer, das hier durch einen gemauerten Damm gebildet wird, und läutet, hinter einer Säule versteckt, so kommt kein Fisch; nicht durch den Ton der Glocke, sondern durch die Erschütterung des Bodens beim Herangehen, die sich auf das Wasser überträgt, und durch den optischen Reiz des Fütternden werden die Fische herangelockt.

Die zahlreichen Versuche, die zur Klärung der Frage angestellt wurden, lieferten alle das gleiche Ergebnis; die Fische hören nicht, wie die anderen Wirbeltiere. Goldfische reagieren nicht auf Töne, die im Wasser mittels hineintauchender und zum Schwingen gebrachter Stäbe erzeugt werden; auch dann tritt keine Erregung der Fische ein, wenn sie durch Vergiftung mit Strychnin überempfindlich gemacht worden sind, obgleich dann schon jede leichte Erschütterung ihres Behälters sie zu wildem Durcheinanderfahren veranlaßt. Nur durch Abschießen eines Revolvers im Zimmer wurden die Fische beunruhigt; dies geschah aber auch bei Fischen, denen beiderseits das Labyrinthorgan herausgenommen worden war; es kann also unmöglich als „Hören" gedeutet werden (Kreidl). Allerdings kann ja Schall im Wasser nicht erzeugt werden ohne Bewegung des Wassers. So erklärt es sich wohl auch, daß im freien Wasser Weißfische durch das Läuten einer ins Wasser eingetauchten und von einem dicken Metalleimer umgebenen elektrischen Glocke zu Fluchtbewegungen veranlaßt wurden. Doch tritt diese Bewegung nur bei den Fischen ein, die sich in einer Entfernung bis zu 8 m von der Schallquelle befinden, während ein untergetauchter Mensch den Ton der Glocke noch in 50 m Entfernung hört. Es ist möglich, daß längere Wellen von geringerer Schwingungszahl, die durch Schwebungen hervorgerufen werden, den Reiz ausüben; man könnte dann wohl eine Reizung der Sinnesorgane in den Hautkanälen annehmen (vgl. oben S. 618); jedenfalls erscheint es nach Kreidls Versuchen durchaus unwahrscheinlich, daß die Erregung durch das Labyrinthorgan vermittelt wurde.

Wie fein bei manchen Fischen immerhin die Reaktion auf akustische Wellen ist, zeigt ein Versuch mit dem Zwergwels (Amiurus nebulosus Raf.): ein solcher Fisch, der in einem ruhigen Aquariumsraume gehalten wurde, antwortete regelmäßig auf einen mit dem

Munde hervorgebrachten mäßig lauten Pfiff mit einer sprungartigen Bewegung, auch wenn Sorge getragen wurde, daß er durch keinen optischen Reiz beeinflußt wurde, also wenn z. B. der Pfeifende dem Aquarium den Rücken zukehrte. Es sind vielleicht die zahlreichen Barteln des Fisches, an denen wir diese feine mechanische Reizbarkeit lokalisiert denken müssen. Für eine Reizung der Tastorgane durch solch minimale Wellenbewegungen, wie sie bei einem Pfiff ins Wasser dringen, ist noch ein weiteres Beispiel bekannt: die Aktinie Edwardsia lucifuga P. Fisch. zuckt bei einem Pfiff zusammen, und man kann mit Sicherheit annehmen, daß hier besondere Hörorgane nicht vorhanden sind. — Ein Ausschluß der Hautsinnesorgane der Fische ist dann gegeben, wenn man Fische außerhalb des Wassers durch Töne zu reizen versucht. Für einen solchen Aufenthalt in der Luft eignet sich der Aal, der es in feuchtem Moos lange außerhalb des Wassers aushält. Ein so gehaltener Aal aber wird durch Töne in keiner sichtbaren Weise beeinflußt.

Die wahre Bedeutung des Labyrinths bei den Fischen läßt sich nun dadurch ermitteln, daß man die Tätigkeit dieses Apparates ausschaltet. Das kann durch Herausnehmen des ganzen Organs oder durch Zerschneiden des zugehörigen Nerven, des achten Hirnnerven, geschehen. Es treten dann ganz ähnliche Erscheinungen ein wie bei den Tintenfischen und anderen Wirbellosen nach Zerstörung der Statocysten. Haie und Knochenfische, die so operiert wurden, rollen beim Schwimmen, d. h. drehen sich um ihre Längsachse, oder sie schwimmen zeitweilig auf dem Rücken. Der Zwang, die Bauchseite dem Erdmittelpunkte zuzuwenden, ist verloren: dreht man sie auf den Rücken, so machen sie keine Abwehrbewegungen. Erleichtert man die Bauchseite durch Einblasen von Luft unter die Haut, so daß die Rückenlage (Bauch nach oben) zur Gleichgewichtslage wird, so schwimmt ein normales Tier trotzdem in der Bauchlage, ein operiertes aber in der Rückenlage. Die Entfernung der Labyrinthe wirkt also wie die der Statocysten: das Labyrinth muß ein statisches Organ enthalten. Ähnliche Ergebnisse liefern die gleichen Versuche an höheren Wirbeltieren. Frösche, die beider Labyrinthe beraubt sind, können ihr Gleichgewicht auf einem geneigten Brett nicht mehr behaupten; setzt man sie in der Rückenlage ins Wasser, so schwimmen sie so auf weite Strecken, was normale Frösche nie tun. Labyrinthlose Tauben schwanken bei Bewegungen hin und her. Nur sind bei Landtieren die Ausfallerscheinungen viel schwieriger zu beobachten, weil hier ja die übrigen Sinnesorgane, besonders die Tastorgane bei Berührung des Bodens, in viel höherem Maße ergänzend eintreten.

Die Ähnlichkeit mit dem Verhalten der Wirbellosen weist uns darauf hin, daß es die Statolithenorgane des Labyrinths sind, deren Entfernung diese Erscheinungen hervorruft. Aber außer den Statolithenorganen in Utriculus, Sacculus und Lagena sind ja noch die Bogengänge vorhanden, die in den Ampullen ebenfalls mit Nervenendorganen versehen sind. Welcher Art ist deren Funktion? Die theoretische Überlegung hat hier den Weg gezeigt, wie man sich die Bedeutung der Bogengänge für die Tiere zu denken hat, und Versuche haben die Annahmen bestätigt. Dreht man einen mit Flüssigkeit gefüllten Teller ein Stück weit nach rechts in der Richtung seines Randes, also um die senkrecht durch seinen Mittelpunkt gehende Achse, so wird die Flüssigkeit infolge ihres Beharrungsvermögens zunächst dieser Bewegung nicht folgen, also im Verhältnis zum Teller sich nach links drehen. In derselben Weise muß bei einer Drehbewegung des Kopfes bzw. der Bogengänge die Endolymphe in diesen Gängen verschoben werden. Die Verschiebung geschieht in einem bestimmten Gange am stärksten, wenn die Drehung in

der Ebene dieses Ganges ausgeführt wird: wenn z. B. der Kopf beim Menschen in der Horizontalebene gedreht wird, wie beim Zurücksehen, so bewirkt das eine Bewegung der Endolymphe in den horizontalen Bogengängen beider Labyrinthe; wird der Kopf schräg nach rechts und vorne gesenkt (ohne Drehung des Halses), so bewegt sich die Endolymphe in dem rechten vorderen und dem linken hinteren Bogengang; die gleiche Bewegung nach links setzt die Endolymphe im linken vorderen und rechten hinteren Bogengange in Bewegung. Fällt die Drehung des Kopfes nicht mit der Richtung der Bogengänge zusammen, so ist die Strömung der Endolymphe in dem Maße geringer, als die Drehungsebene von der Ebene des Bogenganges abweicht. Je schneller die Drehung des Kopfes, um so stärker ist die Strömung der Endolymphe. Durch diese Strömung werden die Sinneshärchen in den Ampullen bewegt und dadurch gereizt: beim Menschen sind die Enden dieser Härchen durch eine Gallertmasse verklebt; diese wird durch die bewegte Endolymphe verschoben und übt einen Zug auf jene Härchen, die nach der Seite der herankommenden Strömung stehen; daher sind die gereizten Härchen je nach der Stromrichtung andere, die Erregung also verschieden. So können diese Organe die Drehungen des Kopfes und damit vielfach entsprechende Bewegungen des Körpers beim Vorbeugen, Stolpern u. dgl. unter die Kontrolle des Nervensystems bringen.

Da die Tätigkeit dieses Sinnesapparates beim Menschen nicht mit dem Bewußtsein verknüpft und uns eine willkürliche Ein- und Ausschaltung desselben unmöglich ist, so gibt es zunächst kein Mittel, am Menschen die entwickelte Theorie zu prüfen. In genialer Weise hat man, zuerst an der Taube, auf experimentellem Wege die Frage in Angriff genommen. Wenn man den Bogengang einer Taube freilegt, so läßt sich durch einen feinen, hammerartigen Apparat, der auf den Gang aufschlägt, die Endolymphe in ihm in Bewegung setzen. Gesetzt den Fall, es sei der linke horizontale Bogengang so getroffen, daß die Strömung der Endolymphe von der Ampulle fort, also von vorn nach hinten stattfindet, so ist die Wirkung die gleiche, als ob der Kopf der Taube nach rechts, d. h. in der Richtung zu der Ampulle, gedreht worden wäre. Dem entspricht die Reaktion des Tieres: es dreht den Kopf nach links, also in der Richtung der Endolympheströmung, als handle es sich darum, eine erzwungene Rechtsdrehung auszugleichen. In derselben Weise ruft die experimentell verursachte Bewegung der Endolymphe auch in den andern Bögen eine gleichgerichtete Reaktionsbewegung des Kopfes hervor. Auch an anderen Wirbeltieren sind solche Versuche mit demselben Erfolg gemacht worden. Fische z. B. antworten auf solche Reize mit Flossenbewegungen, die den Körper in die normale Lage zurückbringen sollen.

Wenn somit die Bogengänge Organe sind, die durch Drehbewegungen oder Winkelbeschleunigungen erregt werden, so wird uns eine Anzahl von Erscheinungen klar, die durch Verletzung oder Erkrankung der Bogengänge hervorgerufen werden. Tiere, bei denen diese Organe nicht normal arbeiten, werden z. B. bei schneller Drehung nicht schwindlig: eine Katze, der beiderseits der 8. Hirnnerv durchtrennt ist, wird beim Rotieren nicht schwindlig, während bei unverletzten Katzen krampfhafte Körperbewegungen auftreten; bei den Tanzmäusen glaubt man mangelhafte Ausbildung der Bogengänge nachgewiesen zu haben; bei jungen Regenbogenforellen (Salmo irideus W. Gibb.) haben gewisse parasitäre Erkrankungen des Kopfknorpels, die sich auf das Labyrinth ausdehnen, zur Folge, daß die Tiere bei Reizung sich schnell oftmals im Kreise herumdrehen, die sogenannte Drehkrankheit dieser Fische. Die Desorientierung, die bei normalen Tieren durch übermäßige Beanspruchung der Bogengänge hervorgerufen wird, tritt in diesen

Fällen nicht ein. Auch von taubstummen Menschen weiß man, daß sie häufig frei von Drehschwindel sind; von 519 Taubstummen waren 186 nicht schwindlig zu machen. Das erklärt sich wahrscheinlich dadurch, daß bei diesen Kranken mit dem Hörorgan zugleich auch die Bogengänge krankhaft verändert waren.

In ihrer Funktionsweise erinnern die Bogengänge an die Hautsinneskanäle der Fische: hier wie dort sind es Flüssigkeitsströmungen in einem Kanalsystem, die als Reiz für Nervenendorgane dienen, und zwar sind diese Endorgane in beiden Fällen gleich beschaffen. Der achte Hirnnerv, der zu den Labyrinthorganen geht, entspringt aus demselben Kern wie die Nervenstränge, welche die Sinneskanäle am Kopfe der Fische mit Nerven versorgen. Schließlich stehen ja die Labyrinthorgane bei den Haifischen durch den endolymphatischen Gang zeitlebens mit der Außenwelt in Verbindung. Das alles kommt zusammen, um die Vermutung zu stützen, daß sich der Labyrinthapparat aus solchen Hautsinneskanälen entwickelt hat, daß er ursprünglich einen mehr in die Tiefe versenkten Teil der Kopfsinneskanäle vorstellt.

Bei den besprochenen Versuchen, durch Entfernung des Labyrinths die Bedeutung dieses Organes zu ermitteln, wurden noch weitere überraschende Entdeckungen gemacht. Wirbeltiere, die der Labyrinthe beraubt worden sind, zeigen eine auffällige Herabsetzung ihrer motorischen Kraft: sie sind unlustig zu Bewegungen, liegen träge in ihren Behälthältnissen und ermüden sehr schnell, wenn man sie nötigt, sich zu bewegen. Haifische können nach der Operation Gewichte, die mit dem Schwanz verbunden sind, durch seitliche Bewegung des Schwanzes viel weniger hoch heben als vorher im normalen Zustande. Ein Weißfisch (Leuciscus erythrophthalmus L.) kann sich nach der Operation nicht am Boden seines Beckens halten: die Muskulatur seiner Schwimmblase erschlafft und damit dehnt die bisher komprimierte Luft der Blase sich aus, sein Volumen vermehrt, sein Übergewicht vermindert sich, und er steigt an die Oberfläche. Operierte Nattern heben beim Kriechen den Kopf nicht, wie sie es im gesunden Zustande tun. Tauben werden durch kleine Lasten niedergedrückt, und geringfügige Hindernisse, die man ihnen in den Weg legt, machen ihnen große Schwierigkeiten. Schon kleine Operationen, wie die beiderseitige Zerschneidung eines Bogenganges, rufen nach Ewalds Versuchen bei Vögeln Bewegungsstörungen hervor, die um so schwerer sind, je schwerer es für das Tier bei der beobachteten Bewegungsform ist, das Gleichgewicht zu behaupten, und je feiner sie die Muskelbewegungen dabei abstufen: der Flug der Schwalbe wird dadurch sehr stark beeinträchtigt, etwas weniger der des Sperlings, mittelstark der der Taube, während beim Huhn und vollends bei der Gans die Wirkung der Operation nur gering ist. Hunde können nach Herausnehmen der Labyrinthe Knochen nur mit Mühe zerbeißen. Daraus scheint sich zu ergeben, daß vom Labyrinth beständig Erregungen ausgehen, wodurch in der gesamten quergestreiften Muskulatur eine gewisse Spannung erzeugt wird. Auch bei dem Statolithenapparat eines Wirbellosen sind ähnliche Wirkungen beobachtet: der Moschuspulp (Eledone moschata Leach), und wahrscheinlich Tintenfische überhaupt, wird durch Zerstörung seiner Statocysten so geschwächt, daß er sich an der Glaswand des Aquariums nicht mehr angesaugt halten kann, ohne herabzurutschen. Man darf auf Grund davon vielleicht vermuten, daß es im Wirbeltierlabyrinth die Statolithenapparate sind, mit denen die Regulierung der Muskelspannung zusammenhängt.

Durch diese Beziehungen des Labyrinths zur Muskulatur wird vielleicht auch eine eigentümliche Einrichtung unserem Verständnis näher gerückt, die sich bei manchen Knochenfischen, den Karpfen- und Welsartigen u. a. findet, der sogenannte Webersche Apparat.

Hier sind die endolymphatischen Kanäle beider Labyrinthe verbunden und gehen in eine mediane Blase, den endolymphatischen Sack, über. An diese Blase schließt sich eine Kette miteinander gelenkender Knöchelchen an, umgebildeter Anhänge der Wirbelsäule, die eine Verbindung mit der Schwimmblase herstellen. Wahrscheinlich dient dieser Apparat dazu, die wechselnde Spannung der Schwimmblase, die sich beim Steigen und Sinken des Fisches sowie bei Schwankungen des atmosphärischen Drucks ändert, dem Labyrinth zu übermitteln und auf diesem Wege entsprechende Muskelreaktionen zu veranlassen.

c) Hören und Hörorgane bei Wirbeltieren und Wirbellosen.

Hinter dem statischen Abschnitt des Labyrinths, der überall den gleichen Bau hat, steht das Hörlabyrinth an Ausdehnung bei den niederen Wirbeltieren sehr zurück (Abb. 387). Wie schon oben ausgeführt, entwickelt es sich aus der Lagena, die bei den Fischen nur eine kleine Ausbuchtung des Sacculus ist und einen Statolithenapparat, die sogenannte Papilla lagenae, enthält. Bei den Amphibien gewinnt die Lagena an Größe und umschließt noch einen zweiten Sinnesepithelbezirk, die sogenannte Basalpapille; diese trägt keinen Statolithen, ist aber den anderen Nervenendstätten im Labyrinth dem Bau nach völlig gleich. Die Lagena und mit ihr die Basalpapille vergrößert sich weiter bei Reptilien und Vögeln und erreicht ihre bedeutendste Ausdehnung bei den Säugern; hier rollt sie sich spiralig ein und wird damit zur sogenannten Schnecke, die beim Hamster mit $1\frac{1}{3}$ Windungen die geringste, bei dem südamerikanischen Paka (Coelogenys) mit 5 Windungen die größte Aufwindung zeigt. Die Gegend der Basalpapille zeichnet sich vor den übrigen Nervenendigungen im Labyrinth dadurch aus, daß hier die häutige Labyrinthwand mit dem Skelett streckenweise in unmittelbare Verbindung tritt: indem sich die gegenüberliegenden Wandteile der Lagena je auf einer Linie mit der Wand des knöchernen Labyrinths verbinden, wird der Teil der Lagenawand, der die Basalpapille umfaßt, wie in einem Rahmen ausgespannt. Für die eigenartige Funktionsweise der Basalpapille als Hörorgan ist diese Einrichtung von größter Wichtigkeit: die so ausgespannte Membran muß die Schwingungen mitmachen, in welche die benachbarte Perilymphe versetzt wird. Dabei kommt es durch eine besondere Vorrichtung zur Reizung der Sinneszellen der Basalpapille: über das Sinnesepithel legt sich, vom Verwachsungsrande der Lagena ausgehend, eine Hautbildung, die sogenannte Deckmembran (Mb. tectoria) (Abb. 388). Wenn die Fläche des Sinnesepithels durch Wellenbewegung der Perilymphe in Schwingungen versetzt wird, stoßen die Sinneshaare des Epithels gegen die Deckmembran an und werden dadurch gereizt.

Bei den Säugern sind die Bauverhältnisse des Gehörorgans am genauesten bekannt (Abb. 388): in dem Gang des knöchernen Labyrinths, der die Schnecke umgibt, liegt diese so, daß sie den Raum in drei gesonderte Röhren teilt: die mittlere ist der eigentliche Schneckengang (Can. cochlearis = Scala media) des häutigen Labyrinths und als solcher mit Endolymphe gefüllt; der obere und untere Gang sind Teile des perilymphatischen Raumes und werden Vorhofsgang (Scala vestibuli) und Paukengang (Scala tympani) genannt; sie stehen am Ende der Schnecke miteinander in offener Verbindung. Die untere Wand des Schneckenganges, auf der dies Sinnesepithel steht, ist aus straffen Bindegewebsfasern zusammengesetzt, die von einer Wand zur gegenüberliegenden verlaufen. Die Sinneszellen stehen beim Menschen zu vieren nebeneinander und bilden ein 33,5 mm langes schmales, natürlich spiralig aufsteigendes Band, in dem etwa 4—5000 solche Viererreihen sich folgen. Da die Breite des Schneckenganges gegen die Spitze der

Schnecke zunimmt, werden jene Fasern entsprechend länger: die kürzesten messen beim neugebornen Menschen 0,041, die längsten 0,495 mm. Die verbreitetste Ansicht ist nun, daß die Fasern wie Klaviersaiten infolge ihrer verschiedenen Länge, Spannung und Dicke auf verschiedene Töne gleichsam abgestimmt sind, und daß jede Faser nur bei Wellen von bestimmter Wellenlänge, die durch den Vorhofsgang in den Paukengang gelangen, mitschwingt. Es werden daher die über der Faser stehenden Hörzellen nur durch einen ganz bestimmten Ton erregt. Durch einen Klang, der aus verschiedenen Tönen zusammengesetzt ist, werden verschiedene Stellen des Schneckengangs zugleich erregt, wie in einem Klavier verschiedene Saiten mitklingen, wenn man hineinspricht oder hineinsingt. — Welche Bedeutung im einzelnen der Anordnung der Sinneszellen zukommt, wie sie die Abb. 388 zeigt, ist noch nicht erforscht.

Abb. 388. Querschnitt durch einen Umgang der Gehörschnecke einer Fledermaus.
1 Schneckengang, 2 und 3 perilymphatische Räume: „Vorhofstreppe" und „Paukentreppe", 4 Knöcherne Schneckenwand, 5 Hörzellen, 6 Deckmembran, 7 Pfeilerzellen, 8 Spiral-Ganglion, 9 Nerv.

Damit nun Schallwellen zu der Perilymphe des Sacculus und damit zum Vorhofsgang der Schnecke gelangen können, sind besondere Hilfsvorrichtungen notwendig (Abb. 389). Das Labyrinth liegt schon bei den Selachiern in der Nähe der ersten Kiemenspalte, des Spritzlochkanals. Bei den luftlebenden Wirbeltieren werden zwar alle übrigen Kiementaschen, die als Anlagen zu den Spalten embryonal auftreten, im Laufe der Entwicklung zurückgebildet; die erste Kiementasche aber bleibt erhalten, da sie unter Wechsel ihrer Funktion jetzt zum Hilfsapparat für das Gehörorgan geworden ist: sie bildet in ihrem äußeren erweiterten Abschnitt die sogenannte Paukenhöhle, die nach außen durch eine Membran, das Trommelfell, geschlossen wird. Das Labyrinth liegt der Paukenhöhle dicht an, und die knöcherne Labyrinthwand ist hier an einer beim Menschen ovalen Stelle durchbrochen, die daher den Namen ovales Fenster oder besser, weil ihr Umriß bei verschiedenen Tieren wechselt, Vorhofsfenster führt. Bei manchen Amphibien fehlt noch die Paukenhöhle und damit auch das Trommelfell, so bei den Schwanzlurchen, den Gymnophionen und unter den Froschlurchen bei der Knoblauchskröte (Pelobates) und ihren Verwandten. Dadurch, daß die Paukenhöhle als alte Kiementasche mit der Mundhöhle in offener Verbindung steht, ist der in ihr enthaltenen Luft ein Ausweg geboten, so daß sie den Schwingungen des Trommelfells leichter nachgeben kann.

Die Schwingungen des Trommelfells werden auf das Vorhofsfensterchen und damit auf die Perilymphe übertragen, und zwar durch ein Skelettstück oder eine Kette von mehreren solchen. Bei den Amphibien und Sauropsiden ist es die Columella, die sich einerseits dem Trommelfell, andrerseits der Membran des ovalen Fensterchens anlegt, bei den Säugern sind es drei gelenkig verbundene Gehörknöchelchen, Hammer, Ambos und Steigbügel. Da die Perilymphe als Flüssigkeit nicht zusammendrückbar ist, so können

sich Schwingungen in ihr nur fortpflanzen, wenn sie dem Druck der schwingenden Membran nachgeben kann; ein solches Nachgeben gestattet die elastische Wand des sogenannten

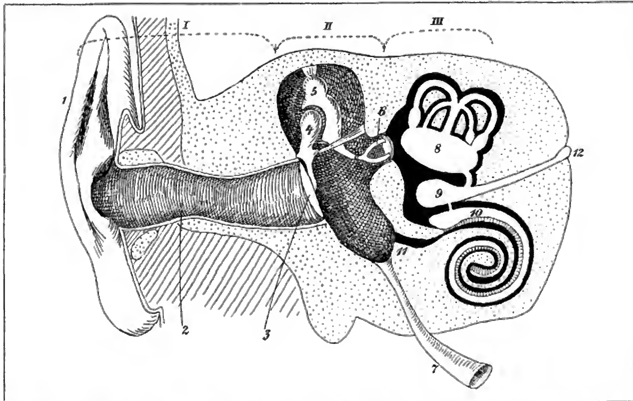


Abb. 389. Gehörorgan des Menschen. I äußeres Ohr, II Mittelohr, III Labyrinth. *1* Ohrmuschel, *2* Gehörgang, *3* Trommelfell, *4* Hammer, *5* Ambos, *6* Steigbügel, mit seiner Platte das Vorhoffenster verschließend, *7* Eustachische Röhre, *8* Utriculus, *9* Sacculus, *10* Schnecke, *11* Paukenfenster, *12* endolymphatischer Gang. Punktiert: Knochen, schwarz: perilymphatischer Raum. In Anlehnung an Weber.

runden Fensterchens oder besser Paukenfensters, das zu dem Raum des Paukenganges Lagebeziehungen hat und ebenfalls eine Durchbrechung der knöchernen Labyrinthwandung ist. Der Innendruck der Flüssigkeit im Labyrinth wird durch größere oder geringere Blutfülle in gewissen Abschnitten des Schneckenganges reguliert.

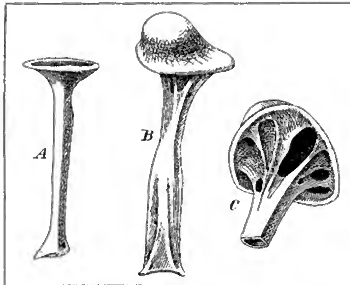


Abb. 390. Columella eines schlechthörigen (*A*, Uria troille L., Lumme), und eines feinhörigen (*B*, Syrnium aluco L, Waldkauz) Vogels. *C* Kopf von *B*, von unten gesehen und stärker vergrößert. Nach Gg. Krause.

Die Gehörknöchelchen sind Teile des ursprünglichen Visceralskeletts, die in der Nachbarschaft der ersten Kiemenspalte lagen und durch deren Erweiterung ins Innere der Paukenhöhle gelangt sind. Die Columella geht aus dem proximalen Ende des Hyoidbogens, also des zweiten Visceralbogens hervor; ihre Gestalt wechselt in verhältnismäßig engen Grenzen. Bei den Vögeln bildet sie ein beiderseits pilzhutförmig verbreitertes Stäbchen, das bei den feinhörigen Arten, wie den Eulen und Tagraubvögeln, die auf 50 m das leiseste „Mäuseln" vernehmen, schlanker und leichter, man möchte sagen kunstvoller gebaut ist als bei weniger feinhörigen, wie den von stetem Getöse der Brandung umtosten Alken und Tauchern (Abb. 390). Bei den Säugern sind zur

Columella, die in dem sogenannten Steigbügel erhalten ist und mit ihrer Basalplatte das Vorhoffensterchen ausfüllt, noch zwei weitere Knöchelchen hinzugekommen. Sie entstammen dem proximalen Ende des ersten Visceralbogens und entsprechen dem Quadratum (Hammer) und dem Articulare (Ambos), die bei den übrigen Wirbeltieren noch zum Unterkieferapparat gehören (Abb. 195 S. 308); bei den Säugern werden sie für diesen entbehrlich, da sich eine neue Einlenkung des Unterkiefers gebildet hat, und sind in einer Weise, deren näheren Verlauf wir nicht kennen, in den Dienst der Schallübertragung übergegangen.

Durch die Zusammensetzung der Zuleitungseinrichtung aus drei Gliedern ist dieselbe bei den Säugern vervollkommnet, entsprechend der hohen Ausbildung des eigentlichen Sinnesorgans. Während durch die Columella allein die Schwingungen des Trommelfells in der gleichen Kraft und Amplitude auf das ovale Fensterchen bzw. die Perilymphe des Vorhofsganges übertragen wurden, bewirkt die Kette der Gehörknöchelchen zwar eine Verminderung der Schwingungsweite, aber eine Vermehrung der Kraft der Schwingungen. Der Hammerstiel (Abb. 389) ist mit dem Trommelfell verwachsen und die Bewegung des Hammers setzt den Ambos derart in Bewegung, daß er sich um seinen kurzen Fortsatz dreht, wobei sein langer Fortsatz im gleichen Sinne wie der Hammerstiel schwingt und den Steigbügel ebenso bewegt. Da der lange Fortsatz des Ambos aber nur zwei Drittel der Länge des Hammerstiels hat, ist die Weite seines Anschlags um zwei Drittel geringer, dafür aber die Kraft seiner Bewegung $1\frac{1}{2}$mal so groß.

Im Mittelohr finden sich bei den Säugern zwei Muskelchen: der eine, der Trommelfellspanner (M. tensor tympani) setzt am Hammerstiel nahe dem Drehpunkt des Hammers (Abb. 389) an und gibt durch seine Zusammenziehung den Fasern des Trommelfells eine größere Spannung; der andre, der Steigbügelmuskel (M. stapedius) spannt durch Schrägstellung der Steigbügelplatte die Fasern der Membran, die den Steigbügel im Vorhoffenster befestigt. Durch Kontraktion dieser Muskeln werden also die schwingenden Membranen des Gehörapparats stärker gespannt und ihr Schwingungsausschlag vermindert, so daß eine zu starke Bewegung in der Perilymphe durch heftige Schallwellen verhindert und das Ohr gleichsam an laute Töne akkomodiert wird, während es beim Nachlassen der Muskelkontraktion feinhöriger wird.

Das Trommelfell, das bei Amphibien an der Oberfläche des Kopfes liegt, wird bei Reptilien, Vögeln und Säugern durch Tieferlagerung grobmechanischen Reizungen entzogen und vor Verletzungen gesichert: dadurch entsteht der äußere Gehörgang. Bei den Säugern stehen dem feineren Innenohr noch besondere Hilfsapparate zur Verfügung: es ist ihnen in der Ohrmuschel ein Schalltrichter gegeben, der durch Auffangen und Zuleiten der Schallwellen die Feinhörigkeit erhöht. Unter den Vögeln besitzen nur die Eulen, die sich durch scharfes Gehör auszeichnen, den Ansatz zu einer solchen Bildung in Gestalt einer Hautfalte, deren Oberfläche beim Aufrichten durch strahlige Federn vergrößert wird (Abb. 391). Die Ohrmuschel, die bei Säugern durch eine Knorpelplatte gestützt wird, fängt die Schallwellen auf und reflektiert sie in den Gehörgang; dabei gerät sie selbst in Mitschwingungen, die sich durch die Kopfknochen auf das Labyrinth übertragen und die Reizung vermehren. Größe der Ohrmuschel erhöht die Feinhörigkeit; deshalb vergrößern schwerhörige Menschen ihre Ohrmuschel durch die dahintergelegte Hand. Besonders Nachttiere haben große Ohrmuscheln, da ihnen die Orientierung durch die Sehorgane erschwert ist: so besonders die Mäuse und Springmäuse, der Wüstenfuchs, die Fledermäuse und die meisten Halbaffen (Tafel 15). Auch die Flieher unter den Säugern, Pferde und Antilopen und dgl., zeichnen sich durch die Größe ihrer Schalltrichter aus.

Die Beweglichkeit der Ohrmuscheln spielt ebenfalls eine große Rolle bei der Schallrezeption. Jede Stellung der Ohrmuschel ist am wirksamsten für den Schall aus einer bestimmten Richtung: damit ist ein Mittel gegeben, die Richtung der Schallquelle zu „beurteilen". Beim Pferde z. B. setzen zehn wohlunterschiedene Muskeln an das Ohr an. Säuger mit wenig beweglichen oder ganz unbeweglichen Ohrmuscheln zeichnen sich durch starkes Hervortreten der Falten und Windungen in der Ohrmuschel aus. Da eine Ausfüllung dieser Unebenheiten mit Wachs beim Menschen eine beträchtliche Herabsetzung der Hörschärfe zur Folge hat, so darf man wohl vermuten, daß diese dazu dienen, den aus verschiedenen Richtungen kommenden Schall doch stets in den Gehörgang zu reflektieren und so die mangelhafte Beweglichkeit des Ohres wenigstens teilweise auszugleichen.

Bei den Haustieren, die durch den Menschen vor Gefahren geschützt werden, ist die Ohrmuschel vielfach ihrer Verrichtung dadurch entzogen, daß sie herabhängt und den Gehörgang deckt; solche Hängeohren kommen bei manchen Rassen von Schafen, Ziegen, Schweinen, Kaninchen, Hunden und Katzen vor. Wildlebende Säuger haben, mit einziger Ausnahme der Elefanten, nie Hängeohren, auch nicht die Stammarten unserer Haustiere; auch die Nachkommen verwilderter Haustiere bekommen wieder gestellte Ohren. Den unterirdisch lebenden Säugern, wie Maulwurf und Blindmoll (Spalax), und ebenso den Wassersäugern, den Walen, Sirenen und Robben, fehlen die Ohrmuscheln. Bei Wassersäugern ist außerdem der Gehörgang verschließbar; eine Füllung desselben mit Wasser verhindert den Schall, in ganzer Stärke zum Trommelfell zu gelangen; der Mensch beobachtet dies deutlich, wenn er beim Baden Wasser in den Gehörgang bekommt. Der Fischotter hat an der Ohrmuschel eine Klappenvorrichtung, eine Hautfalte, die sich auf den Gehörgang deckt. Bei den Robben verläuft der Gehörgang unter der Haut, parallel der Schädeloberfläche, und wird im Wasser durch den Wasserdruck zusammengepreßt; wenn das Tier in der Luft ist, kann er durch besondre Muskeln geöffnet werden.



Abb. 391. Kopf der Waldohreule (Asio otus L.) mit geöffneter Ohrfalte.

Fast allen Tieren unterhalb der Amphibien, den Fischen und den Wirbellosen, ist das Reich der Töne verschlossen; wie sie selbst stumm sind, so werden sie auch durch Schall nicht gereizt. Eine Ausnahme aber bilden die Insekten, von denen manche eine Reaktion auf Töne zeigen, die man wohl als spezifische Reizung durch Schallwellen, als „Hören" auffassen kann. Man darf das schon deshalb erwarten, weil viele Insekten stimmbegabt sind: Die Musik der Heuschrecken, Grillen und Cikaden ist bekannt; es sind meist nur die Männchen, die zur Begattungszeit diese Töne hervorbringen, um die Weibchen zu locken oder doch in Erregung zu versetzen. Auch haben Versuche direkt

gezeigt, daß manche Insekten auf Töne reagieren: Küchenschaben (Periplaneta) halten beim Anstreichen einer Violinsaite im Laufen inne — bei ihnen kann das Männchen Töne erzeugen; die Wasserwanzen Corixa und Notonecta fahren wild durcheinander, wenn man das d‴ auf einer Violine anstreicht — auch hier ist, bei Corixa wenigstens, ein Zirpen beobachtet; ebenso verhält sich unter den Wasserkäfern der Gelbrand (Dytiscus marginalis L.), der ebenfalls zirpen kann. Ein Männchen des Bockkäfers Cerambyx wird auf ein in einer Schachtel sitzendes Weibchen seiner Art erst aufmerksam, wenn dieses seinen Schrillton hervorbringt, und reagiert dann sogleich durch Bewegungen seiner Fühler. Stechmücken (Culex pipiens L.) geben beim Schwärmen einen Ton, etwa d″ oder e″; wenn man diesen Ton singt oder auf der Geige angibt, zuckt der ganze Schwarm herunter. Landois erzählt, wie er diese Beobachtung zu einem Scherze benutzte: „Vor einiger Zeit traf ich meinen Diener im Garten mit gewohntem Nichtstun beschäftigt und war ärgerlich, daß er seine Dienstpflicht, wie Stiefelputzen usw., vernachlässigte. Zufällig war ein großer Mückenschwarm in der Nähe. Ich rief den Diener herbei und sprach zu ihm in erhobener Stimme, nämlich dem Tone e″: ‚Wenn Du nächstens mir die Stiefel nicht ordentlich putzest, sollen Dich die Mücken totstechen‘. Und wie auf Kommando fiel der ganze Schwarm auf uns herab, der Diener nahm eiligst die Flucht und meinte später: ‚Das müßte doch nicht mit rechten Dingen hergehen, daß der Herr Professor sogar die Mücken unter Kommando hätte‘.“ — Dagegen hat man bei vielen anderen Insekten eine Reaktion auf irgendwelche Töne nicht feststellen können; mit Ameisen z. B. sind viele vergebliche Versuche nach dieser Richtung gemacht worden.

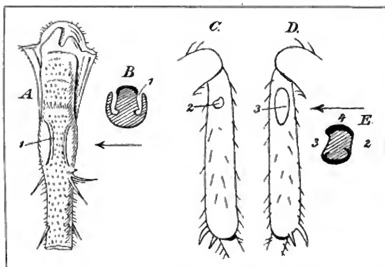


Abb. 392. *A* Vorderschiene der grünen Laubheuschrecke (Locusta viridissima L.) von der Streckseite und *B* Durchschnitt durch dieselbe in der Höhe des Pfeiles, *1* Schlitze der Trommelfellhöhlen. *C* und *D* Vorderschienen der Hausgrille (Gryllus domesticus L.) von vorn und hinten und *E* Querschnitt in der Höhe des Pfeiles, *2* vorderes und *3* hinteres Trommelfell, *4* Streckseite.

Für Hörorgane hielt man früher die Fühler der Insekten. Zu dieser Deutung führten teils die falsche Analogie mit den äußeren Ohren der Säuger, teils auch falsch gedeutete Versuchserfolge, z. B. Bewegungen der Fühler bei akustischen Reizen. Die jetzigen Erfahrungen sprechen sehr dagegen, daß die Hörorgane stets an derselben bestimmten Stelle zu suchen sind. Gerade die sog. tympanalen Hörorgane der Heuschrecken und Grillen, die am gründlichsten untersucht sind, liegen an ganz verschiedenen Körperabschnitten: bei Grillen und Laubheuschrecken an den Schienen der Vorderbeine, bei Grasheuschrecken zu Seiten des ersten Hinterleibsringes.

Die tympanalen Hörorgane der Grillen und Heuschrecken sind äußerlich leicht sichtbar als bestimmt gefärbte und umgrenzte Felder auf beiden Seiten der Vorderschienen (Abb. 392). Bei allen diesen Tieren, soweit sie Werkzeuge der Tonerzeugung besitzen, finden wir auch solche Hörorgane; aber diese sind nicht auf die musizierenden Arten beschränkt, sondern finden sich auch bei einzelnen stummen Arten. Der Bau dieser Organe unterstützt ihre Deutung als Hörorgane. Die umschriebenen Felder sind verdünnte Stellen

der Cuticula, die in einen verdickten Rahmen aufgespannt sind, sog. Trommelfelle (Tympana, daher tympanale Hörorgane): bei den Grillen (Abb. 392 C—E) liegen sie offen zu Tage, bei den Laubheuschrecken (Abb. 392 A und B) sind sie überwölbt durch eine Falte des Integuments, die an der Streckseite des Beines den Zugang zu ihnen in Gestalt eines Schlitzes offen läßt. Die Beintrachee ist unter den Trommelfellen eine Strecke weit gespalten und bekommt durch die Spaltwände eine erhöhte Festigkeit (Abb. 393, *4*); ihr liegen die nervösen Endapparate des Organs, die sogenannten Endschläuche, in zwei bzw. drei Gruppen auf. Der Hauptbestandteil jedes Endschlauchs ist die Sinneszelle (*1*), die in ihrem mittleren Teil von einer sogenannten Hüllzelle umgeben ist und ihren distalen Abschnitt in der „Kappenzelle“ (*2*) birgt, durch die sie an der Kutikula befestigt und in einer gewissen Spannung gehalten wird. Die Sinneszelle setzt sich auf der einen Seite in die Nervenfaser fort, am anderen Ende trägt sie ein charakteristisches Endorgan, den Stift, der in einer kutikulären, gerippten Hülle den Endknopf der Neurofibrille birgt; die Neurofibrille durchzieht die Zelle, splittert in der Gegend des Kernes zu dünneren Fibrillen auf und geht dann wieder als einheitliches Gebilde in die Nervenfaser ein.

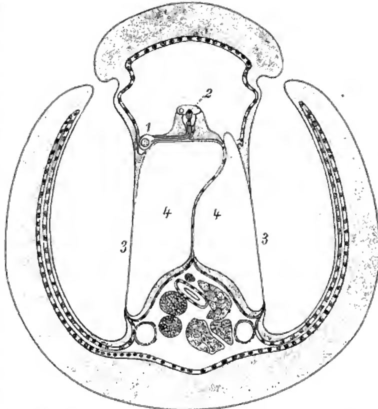


Abb. 393. Querschnitt durch die Vorderschienen einer Laubheuschrecke (Decticus verrucivorus L.).
1 Sinneszelle, *2* „Kappenzelle“, darin der Stift der Sinneszelle, *3* Trommelfell, im Grunde der Trommelfellhöhle, *4* die beiden Tracheenäste. Nach J. Schwabe.

Ganz ähnliche Endapparate enthält auch das tympanale Hörorgan der Grasheuschrecken; sie heften sich hier an Verdickungen und Einstülpungen der großen Trommelfelle an, die zu Seiten des ersten Hinterleibsringes liegen. Unter jedem Trommelfell findet sich eine Tracheenblase, die, ebenso wie dort die Beintrachee, ein freies Schwingen der Trommelfelle gestatten, zu möglichst kräftiger Reizübertragung.

Sinneszellen mit den charakteristischen Hörstiften sind auch an anderen Stellen im Insektenkörper gefunden, wo keine trommelfellartigen Bildungen vorkommen: so bei den Grasheuschrecken auch in den Schienen der Mittel- und Hinterbeine, in den Schienen bei Ameisen (Lasius u. a.), in der Flügelbasis von Fliegen, Käfern, Netzflüglern und Schmetterlingen und in den Fühlern mancher Käfer. Es ist sehr wahrscheinlich, daß sie ebenfalls durch Schallreize erregt werden. Zuweilen sind die Stiftzellen in ganz eigenartiger Weise angebracht: sie liegen in einem Strang eingebettet, der zwischen zwei Punkten des Hautpanzers ausgespannt ist (Abb. 394). Man hat die Ansicht ausgesprochen, daß dieser Strang wie die Saite eines Musikinstruments durch Schallschwingungen in Bewegung gesetzt wird und dabei einen Reiz auf die darin liegende Sinneszelle ausübt. Solche Hörorgane, die sog. Chordotonalorgane, sind unter anderen von den Larven einiger Mücken (Chironomus, Corethra) und Käfer bekannt.

Sicher sind unsere Kenntnisse über die Verbreitung der Stiftzellen bei den Insekten noch unvollkommen, und auch dem negativen Ausfall der Versuche darf nicht zu viel Bedeutung beigemessen werden. Vielleicht reagieren solche Tiere nur auf Töne bestimmter Schwingungszahl, die von den Artgenossen erzeugt werden, wie wir das bei den Stechmücken kennen lernten. Das Auffinden von Hörstiften bei Ameisen steht z. B. mit dem negativen Erfolg der Reizversuche in Widerspruch. Aber das weist nur darauf hin, daß man mit Folgerungen aus negativen Befunden sehr vorsichtig sein muß. Wie es Riechstoffe gibt, die wir nicht riechen, die aber für andere Tiere einen Reiz bilden, so kann es sehr wohl auch Töne geben, die wir nicht hören, durch die aber andere Tiere erregt werden.

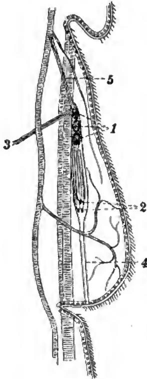


Abb. 394. Chordotonalorgan in einem Hinterleibssegment einer jungen Schwimmkäferlarve. 1 Kerne der Sinneszellen, denen die Hörstiftchen 2 aufsitzen, 3 Nervenfortsätze dieser Zellen; der ganze Apparat ist durch die Stränge 4 und 5 ausgespannt. Nach V. Graber.

3. Der thermische Sinn.

So gut verhältnismäßig der mechanische Sinn und seine Unterabteilungen, der Drucksinn, der statische Sinn und der Hörsinn bekannt sind, so mangelhaft ist unsere Kenntnis des thermischen Sinnes und seiner Organe. Das, was oben von den Warm- und Kaltpunkten beim Menschen, ihrer Verteilung und ihren Organen gesagt wurde, umfaßt die Hauptsache dessen, was man von diesem Sinne weiß. Es ist sehr wahrscheinlich, daß auch die übrigen Säuger Organe dieses Sinnes besitzen und ebensowohl auch andere Wirbeltiere. Aus ihrem Verhalten scheint dies hervorzugehen: die Reptilien lieben die Wärme außerordentlich, die Teichfrösche setzen sich gern der Sonne aus, der grundbewohnende Karpfen und selbst die lichtscheue Schleihe kommen an die Wasseroberfläche, um sich zu sonnen — bei unseren Fischen sind auch Warmpunkte am Kopf nachgewiesen, Kaltpunkte fehlen ihnen. Aber über die Organe dieses Sinnes bei niederen Wirbeltieren wissen wir gar nichts. Bei den Insekten sind Reaktionen auf Temperaturwechsel bekannt. Eine Schabe, Blatta germanica L., zieht bei Annäherung einer glühenden Nadel oder eines stark abgekühlten Gegenstandes ihre Fühler zurück, und zwar auf weitere Entfernungen, als wir diese Temperaturwechsel mit unseren Fingerspitzen wahrnehmen. Daß die Ameisen durch Wärmeunterschiede erregt werden, geht aus der Art und Weise hervor, wie sie ihre Larven und Puppen mit dem Wechsel der Außentemperatur nach der Oberfläche ihres Nestes oder in dessen Tiefen tragen. In diesen Fällen ist wohl die Annahme berechtigt, daß besondere Organe für die Wärme- bzw. Kälterezeption vorhanden sind. Anders bei der Aktinie, die ihre Tentakeln einzieht, wenn man Seewasser von 30° sanft an sie hinströmen läßt; hier wird vielleicht nur die Reizschwelle mechanischer Sinnesorgane durch die Wärme herabgesetzt, so daß der Reiz bei einer Strömungsgeschwindigkeit eintritt, die bei niedrigerer Temperatur keinen Reiz bildet.

Planmäßige Untersuchungen über diesen Sinn und seine Organe an wirbellosen Tieren fehlen noch ganz.

4. Die chemischen Sinne.

Chemische Stoffe, entweder in wässeriger Lösung oder in Gas- und Dampfform, bilden die ädaquaten Reize für jene Sinne, die der Mensch als Geschmack und Geruch trennt, die aber besser als chemischer Sinn zusammengefaßt werden. Es sind aber nicht

alle chemischen Stoffe imstande, unseren chemischen Sinn zu reizen, sondern nur einzelne davon. Solche Stoffe, die beim Menschen unwirksam sind, können bei Tieren Erregungen hervorrufen: eine Lösung von Chloralhydrat, die für uns geschmacklos ist, bildet für den Blutegel ein heftiges Reizmittel. Andererseits unterscheiden Tiere mit Hilfe ihres chemischen Sinnes Stoffe, deren Wirkung auf den Menschen einander gleich ist: stimmt man eine Lösung von Zucker und eine solche von Saccharin so ab, daß für unsere Zunge kein Unterschied zwischen ihnen ist, so ruft die erstere bei einer Teichschnecke (Limnaea stagnalis L.) Saug- und Leckbewegungen hervor, die Saccharinlösung dagegen bewirkt, ähnlich wie Chinin, heftiges Einziehen der Fühler, der Lippen und des ganzen Kopfes.

Beim Menschen ist der nächstliegende Unterschied zwischen Geschmack und Geruch der, daß der Aggregatzustand der Reizstoffe verschieden ist. Außerdem aber sind noch weitere wichtige Unterschiede vorhanden: es gibt Stoffe, die im gelösten Zustande das Schmeckorgan nicht reizen, im gasförmigen aber einen Einfluß auf das Riechorgan haben, z. B. Cumarin, der wirksame Bestandteil im Dufte des Waldmeisters. Wenn der gleiche Stoff aber auf beide Sinne wirkt, so geben uns Geschmack und Geruch Auskunft über verschiedene Eigenschaften desselben: Chloroform z. B. schmeckt süß und riecht eigenartig; Salzsäure, Essigsäure, Buttersäure, Valeriansäure schmecken gleich, aber riechen verschieden. Parfüme, die angenehm riechen, können unangenehm schmecken. — Auch bei Fischen, wo beiderlei Organe, Riechschleimhaut wie Geschmacksknospen, flüssigen Reizen zugänglich sind, scheinen die adäquaten Reize des Geschmacks- und Geruchsinns verschieden zu sein. Dagegen erregen bei vielen niederen Tieren flüssige und gasförmige Reizstoffe offenbar die gleichen Organe und wahrscheinlich mit ähnlicher Wirkung: Egel sind sowohl durch gasförmige wie durch flüssige Reizstoffe erregbar, und der Regenwurm zieht den Kopf sowohl dann zurück, wenn ihm ein mit Essigsäure befeuchteter Stab genähert wird, wie auch dann, wenn ihm ein Tropfen sehr verdünnter Essigsäure leicht auf den Kopf geträufelt wird, und sie haben für beides wahrscheinlich nur einerlei Organe.

Bei den niederen Tieren ist also ein einheitlicher chemischer Sinn vorhanden; die Trennung von Schmeck- und Riechorganen für flüssige bzw. gasförmige Stoffe ist erst bei den Lufttieren verbreitet, bei den Tausendfüßern, Insekten und Spinnentieren einerseits und bei den Landwirbeltieren andererseits.

Bedingung für das Eintreten der Reizung ist natürlich die Berührung des Reizstoffes mit dem Sinnesorgan. Deshalb ist es eine durchaus irreführende Bezeichnung, wenn man das Riechen ein Schmecken in die Ferne nennt. Beiderlei Reizstoffe müssen sich ausbreiten, um an die rezipierenden Endorgane zu gelangen: nur geht die Diffusion von Flüssigkeiten viel langsamer vor sich, als die von Gasen; außerdem wird die Ausbreitung durch Strömungen befördert, und die Luft wird wiederum, entsprechend der leichteren Verschiebbarkeit ihrer Teilchen, viel leichter in Strömung versetzt als das Wasser. Bei Lufttieren vollends gewinnt der Geruchssinn dadurch eine viel höhere Bedeutung, daß die Luft, die Trägerin der Riechreize, das Riechorgan beständig umgibt; die schmeckbaren flüssigen Stoffe müssen dagegen erst an das Geschmacksorgan herangebracht werden — bei Wassertieren können dagegen auch entferntere Objekte durch den Geschmackssinn „gewittert" werden, wenn schmeckbare Extraktivstoffe von ihnen aus diffundieren.

Die chemischen Stoffe müssen, damit sie reizend einwirken können, in unmittelbare Berührung mit lebendem Protoplasma kommen. Daraus ergeben sich bestimmte Bedingungen für die Beschaffenheit und Lage der betreffenden Sinneszellen. Ihre Lage

muß eine oberflächliche sein; denn ehe ein schädlicher Reizstoff bis zu einem tiefer liegenden Organ des chemischen Sinnes vorgedrungen wäre und durch dessen Reizung das Tier vor Gefahr gewarnt hätte, könnte durch seine Einwirkung der Organismus schon geschädigt sein. Bei den Wassertieren sind lebende Protoplasmateile, wenn sie oberflächlich am Körper liegen, durch das umgebende Wasser vor der Gefahr des Vertrocknens geschützt: daher ist es erklärlich, daß sich hier die chemischen Sinnesorgane über die ganze Oberfläche ausbreiten können, wie beim Blutegel; ja selbst manche Fische, wie der Angler (Lophius), sind auf ihrer ganzen Oberfläche chemisch reizbar. Das gleiche gilt für die Bewohner feuchter Luft, wie Schnecken und Regenwürmer. Bei Trockenlufttieren dagegen, wie den meisten landbewohnenden Gliederfüßlern und Landwirbeltieren, müssen solche Sinnesorgane durch besondere Vorrichtungen vor dem Vertrocknen geschützt sein. Daher stehen bei den Tausendfüßern, Insekten und Spinnentieren die Zellen der chemischen Sinnesorgane nur durch feine Poren im Chitin mit der Oberfläche in Beziehung; bei den Landwirbeltieren liegen diese Organe versenkt an geschützten Stellen, wie Mund und Nasenhöhlen, und werden durch Absonderungen besonderer Drüsen feucht erhalten.

Bei den Wirbellosen begegnen wir ausschließlich primären Sinneszellen im Dienste des chemischen Sinnes, und zwar tragen sie feine plasmatische Sinneshärchen, die durch die äußere, kutikulär veränderte Schicht des Zellkörpers hindurchragen. Die Wirbeltiere haben in ihrem Riechorgan primäre, im Schmeckorgan sekundäre Sinneszellen. Freie Nervenendigungen kommen für den chemischen Sinn wohl nirgends in Betracht.

Die Aufgaben der Organe des chemischen Sinnes sind in erster Linie das Auffinden der Nahrung, dann die Prüfung des umgebenden Mediums, des Wassers oder der Luft, auf das Vorhandensein schädlicher Stoffe. Auch für die Orientierung im Raum und das Auffinden des Weges bzw. die Wiederholung eines früher gemachten Weges sind vielen Tieren diese Organe von Wichtigkeit, sie vermitteln Warnungen vor nahenden Feinden und spielen schließlich, besonders bei Gliederfüßlern und Säugetieren, eine ganz hervorragende Rolle beim Auffinden der Geschlechter.

a) Die chemischen Sinne und ihre Organe bei den Wirbellosen.

In den niederen Abteilungen des Tierreiches ist es besonders die Nahrungsbeschaffung, die durch den chemischen Sinn wesentlich unterstützt wird. Unter den Coelenteraten sind fast nur die Aktinien in dieser Hinsicht genauer untersucht. Die chemische Reizbarkeit scheint bei ihnen auf die Tentakeln beschränkt zu sein. Wenn man einen Tentakel mit einem Stückchen Sardinenfleisch berührt, so ergreift er es, indem er sich einrollt, und führt es zum Munde. Mundrand und Mundfeld dagegen sind chemischen Reizen nicht zugänglich: man kann einer Aktinie ein Stückchen Sardinenfleisch auf den Mund legen ohne irgendwelche Wirkung; „sie könnte in dieser Stellung verhungern“. Auch bei der Randqualle Carmarina sind es die Tentakeln, die mit chemischer Reizbarkeit ausgerüstet sind. Bei der Rippenqualle Beroë jedoch trägt der Mundrand die chemischen Rezeptionsorgane; am Sinnespol ist bei diesem Tiere keine Erregung durch chemische Stoffe zu erreichen. — Die Organe des chemischen Sinnes sind allseitig über die Tentakeln verbreitete Sinneszellen, die nirgends zu engeren Gruppen zusammentreten. Doch ist die Frage, ob diese Zellen elektiv nur dem chemischen Sinne dienen, noch nicht mit Sicherheit zu beantworten.

Unter den Plattwürmern kommen hier die freilebenden Strudelwürmer in Betracht. Die chemisch reizbaren Zellen stehen bei ihnen über den ganzen Körper verteilt; aber an

bestimmten Stellen des Vorderendes, namentlich in den Wimpengrübchen der Rhabdocoelen und auf den sogenannten Öhrchen mancher Planarien, z. B Planaria gonocephala Dug. (Abb. 266, *9*), stehen sie in großer Zahl dicht beieinander. Die Wichtigkeit dieser Organe für die Futtersuche ergibt sich augenfällig aus einem leicht anstellbaren Versuche. Voigt schlachtete einen Frosch und legte ihn mit geöffnetem Leib in das Wasser eines kleinen Baches, der von Planarien, insbesondere Pl. gonocephala Dug. bevölkert war. Sofort kamen unter den stromabwärts benachbarten Steinen die lichtscheuen Würmer hervor; ihre Zahl nahm mehr und mehr zu, und bald bewegte sich ein ganzer Zug das Bachbett aufwärts, der Quelle der im Wasser gelösten Stoffe zu. Nach 10 Minuten ließ sich die Wirkung bis fünf Schritt weit verfolgen, nach 20 Minuten bis 6, nach 40 bis 8, nach 80 Minuten bis 12 Schritte abwärts; nach vier Stunden war der Frosch von einem schwarzen Klumpen von Würmern erfüllt. Stromaufwärts von der Stelle, wo der Frosch lag, war keine Planarie auf dem freien Boden des Baches zu bemerken.

Auch unter den Ringelwürmern ist die chemische Reizbarkeit über den ganzen Körper verbreitet. Untersucht man einen Regenwurm durch sanftes Beträufeln mit Chininlösung von verschiedener Konzentration, so zeigt sich, daß keinem Teile der Oberfläche die chemische Reizbarkeit abgeht, daß sich ihre Stärke aber gegen das Hinterende und besonders gegen den Kopf steigert. Durch geeignete Verdünnung der Lösung, die eben noch auf der Körpermitte reizt, lassen sich solche herstellen, die am Schwanzende oder schließlich nur noch am Kopfende wirksam sind. Die Organe, an denen die Reizbarkeit haftet, sind Gruppen härchentragender primärer Sinneszellen, sogenannte Sinnesknospen (Abb. 395). Ihre Verteilung entspricht völlig der Stärke des Reizerfolgs: am größten und zahreichsten sind sie am Kopflappen und am 1. Körperringel, dann nimmt ihre Zahl ab, um am hinteren Körperteile wieder zu steigen. Bei einem Wurm von 19 cm Länge mit 153 Ringeln kamen im Durchschnitt auf einen Ringel 1000 Knospen; der erste Ringel mit dem Mundlappen trug 1900, der 10. Ringel 1200, der 56. Ringel etwa 700 Knospen. — Durch den chemischen Sinn werden die Würmer beim Aufsuchen ihrer Nahrung unterstützt, Kohl- und Zwiebelstückchen, die $^{3}/_{4}$ cm unter dem Boden liegen, finden sie auf, auch wenn man durch untergelegte Stanniolstücke dafür sorgt, daß sie nicht zufällig beim Heraufkommen aus der Tiefe darauf stoßen. Sie machen Unterschiede zwischen verschiedenen Pflanzen, die nur auf ihrem chemischen Sinne beruhen können: so ziehen sie Blätter von wilder Kirsche, Zwiebel und Sellerie allem anderen zweifellos vor. Ihre Sinnesknospen dienen ihnen auch als Warner beim Vermeiden von saurem Boden, den sie fliehen. — Ganz ähnlich beschaffene Sinnesknospen wie die Regenwürmer besitzen die Borstenwürmer des Meeres.

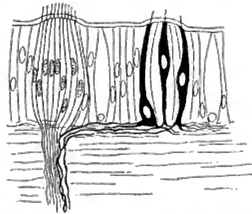


Abb. 395. Zwei Sinnesknospen aus der Epidermis des Regenwurms; in der Knospe rechts sind drei Zellen so gezeichnet, wie sie bei elektiver Färbung mit Chromsilber aussehen.

Beim Blutegel ist, ähnlich wie beim Regenwurm, die chemische Reizbarkeit am Vorderende am größten, nimmt aber gegen das Hinterende nicht wieder zu. Die Oberlippe ist besonders stark reizbar; das zeigt sich bei der Nahrungswahl: schweißige Stellen beißen die Blutegel nicht an, können aber durch Aufstreichen von Blut oder Milch zum Beißen angelockt werden. Die Sinnesknospen, deren Einzelzellen denen der Regenwürmer

ähneln, sind an der Oberlippe am größten und schließen Hunderte von Zellen ein; am übrigen Körper bestehen sie nur aus 10—15 Zellen und stehen spärlicher. — Während unsere Egel als Wassertiere meist durch flüssige Reizstoffe getroffen werden, sind die Landblutegel mehr der Einwirkung gasförmiger Stoffe ausgesetzt, haben aber die gleichen Sinnesorgane wie jene. Die Landblutegel, die als Feuchtlufttiere besonders in den tropischen Wäldern leben, lassen sich, offenbar durch Ausdünstungen ihrer warmblütigen Beutetiere gereizt, von den Bäumen auf diese herabfallen.

Bei dem Fadenwurm Gordius konnte eine chemische Reizbarkeit nicht nachgewiesen werden. Es hängt das wohl damit zusammen, daß das ausgewachsene Tier keine Nahrung mehr aufnimmt, nachdem es den Wirt, den es als Parasit bewohnte, verlassen hat.

Auch bei den Weichtieren sind die gleichen Sinnesorgane für gasförmige und flüssige chemische Reizstoffe zugänglich. Bei den Schnecken ist kein umgrenztes chemisches Sinnesorgan vorhanden, sondern die Sinneszellen sind über die Haut, soweit sie nicht von der Schale bedeckt ist, verteilt und dabei an bevorzugten Stellen stärker angehäuft; solche sind Fühler, Oberlippe, Mundgegend und Fußrand. Die Teichschnecke Limnaea wird durch Chininlösung stark gereizt; man kann aber einer an der Wasseroberfläche kriechenden Limnaea den ganzen Schalenraum damit anfüllen, ohne daß das Tier zunächst reagiert. Erst nach 15—30 Sekunden beginnt es sich langsam einzuziehen: dabei kommt aber der Reizstoff an den Kopf und bewirkt dann eine heftige Reaktion. Die Weinbergschnecke wird durch verschiedene Gerüche von Nahrungsstoffen angelockt, besonders durch Melonen, die sie im günstigsten Falle auf eine Entfernung von 40—50 mm wittert. Die Nacktschnecke Limax maximus L. läßt sich durch den Duft von Pilzen, besonders aus der Gattung Peziza, anlocken; bläst man über eine Peziza weg gegen die Schnecke, so ändert sie die Richtung ihres Weges und kriecht auf die Duftquelle zu. — Bei den Muscheln sind die aus den Schalen vorstreckbaren Teile chemischen Reizen zugänglich, nicht aber der zwischen den Schalen verborgene Mantelrand: so bei der Sandmuschel (Psammobia vespertina Lam.) die Siphonen, bei der Feilenmuschel (Lima) die Fäden am Mantelrand. — Man kennt bei Schnecken und Muscheln bisher nur eine Art von Sinneszellen in der Haut, an die wahrscheinlich die chemische Reizbarkeit gebunden ist; ob sie zugleich mechanisch reizbar sind, also anelektive Sinnesorgane vorstellen, wie man lange Zeit angenommen hat, wird mehr und mehr zweifelhaft, nachdem hier und da bei Weichtieren freie Nervenendigungen in der Epidermis nachgewiesen sind.

Während bei den bisher besprochenen Gruppen die Organe des chemischen Sinnes meist eine weite Verbreitung über den Körper haben, treten uns in den Gliederfüßlern zum ersten Male Formen entgegen, bei denen diese Organe auf umschriebene Stellen beschränkt bleiben. Der dicke Chitinpanzer der Gliederfüßler macht eine Verletzung der Haut durch schädliche chemische Stoffe unmöglich. Vielleicht hängt auch mit dem Fortschritt in der Ausbildung der Sehorgane ein Zurücktreten der Schmeckorgane zusammen. Für diese Annahme könnte man einen Anhalt in der Tatsache finden, daß die gewöhnliche Wasserassel (Asellus aquaticus L.) chemisch weit weniger reizbar ist als die Höhlenassel (A. cavaticus Schdte): die Wasserassel kriecht über einen auf dem Boden des Gefäßes liegenden Kristall von Chlorbaryum hinweg, die Höhlenassel kehrt stets davor um.

Jedenfalls spielen bei den Krebsen die Organe des chemischen Sinnes eine geringere Rolle als bei den luftbewohnenden Gliederfüßlern. Als solche dienen die sogenannten hyalinen Kolben oder blassen Schläuche, die sich besonders an den ersten Antennen fin-

den (Abb. 368 A). Sie enthalten eine Anzahl primäre Sinneszellen, die unter dem sehr dünnen Chitin endigen; ob nicht über dem Ende der Zellen das Chitin durch einen sehr feinen Kanal durchbohrt ist, bleibt noch unentschieden. Eine besonders starke Ausbildung erfahren diese Sinnesorgane dort, wo sie zum Aufsuchen der Nahrung oder für das Männchen beim Finden des Weibchens erhöhte Bedeutung gewinnen: so sind z. B. bei den aasfressenden Einsiedlerkrebsen die chemischen Sinnesorgane viel größer als bei den Langschwänzen; die Männchen mancher pelagisch lebenden Copepoden und Phyllopoden haben größere und zahlreichere blasse Kolben als die zugehörigen Weibchen, so bei Heterocope, Eurytemora und vor allem bei Leptodora kindtii Focke, wo die 1,45 mm langen Antennen des Männchens 70 solcher „Schmeckschläuche", die nur 0,19 mm langen des Weibchens dagegen deren nur 9 tragen. — Die Versuche über den chemischen Sinn der Krebse beschränken sich fast ganz auf die höheren Formen, besonders die Dekapoden. Bei dem Einsiedlerkrebs Pagurus werden die inneren Antennen bei Reizung mit Fleischsaft lebhaft bewegt.

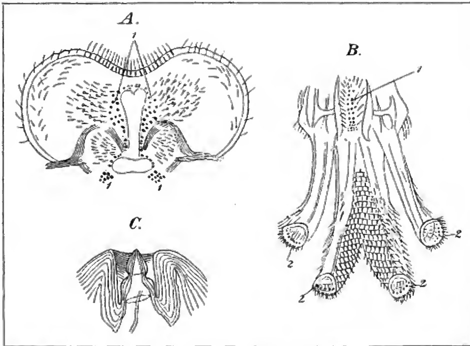


Abb. 396. Schmeckorgane von Insekten; 1 innere, 2 äußere Schmeckorgane. A Gaumenplatte (Unterseite) der Oberlippe einer Libelle (Aeschna). B Zunge und Nebenzunge einer Wespe (Vespa). C Geschmackskegel (Grubenkegel) von der Spitze des Gaumenzapfens beim Gelbrand (Dytiscus). Nach W. A. Nagel.

Für die Krebse als Wassertiere kommen normaler Weise nur flüssige Reizstoffe in Betracht; ja Versuche zeigen sogar, daß die landbewohnenden Asseln einer Reizung mit gasförmigen Stoffen gar nicht zugänglich sind. Die Insekten dagegen reagieren auf beiderlei Zustände der chemischen Reizstoffe, und zwar sind hier getrennte Aufnahmeorgane für flüssige und gasförmige chemische Reize vorhanden.

Die Geschmacksorgane der Insekten sind örtlich sehr beschränkt: sie stehen teils im Innern des Schlundes, teils außen auf den Mundwerkzeugen (Abb. 396). Innere Schmeckorgane scheinen allen Insekten zuzukommen, aber in verschieden starker Ausbildung; sie sind die einzigen bei den kauenden Insekten. Äußere Schmeckorgane finden sich an Rüssel oder Zunge bei den saugenden und leckenden Insekten, deren flüssige Nahrung eine unmittelbare Prüfung gestattet, und bei den Kaukerfen des Wassers, bei denen lösliche Nahrungsstoffe beim Kauen in die Umgebung des Mundes diffundieren.

Die Einzelorgane des Geschmackssinns sind sogenannte Grubenkegel (Abb. 396 C): das freie Ende einer Sinneszelle tritt durch einen Kanal des Chitinpanzers und endigt an der Spitze einer dünnwandigen Kuppel, deren Ende vielleicht durchbohrt oder aber nur durch ein ganz dünnes Häutchen abgeschlossen ist; die Kuppel ist in eine Grube versenkt, so daß die Sinneszelle vor mechanischen Reizungen gesichert ist. Solche Grubenkegel stehen in den inneren Schmeckorganen zu Haufen beisammen, an der Unterseite der

Oberlippe wie bei Käfern und Hymenopteren, oder im Dach der Mundhöhle wie bei Schnabelkerfen, oder in der ventralen Schlundwand, wie bei den Schmetterlingen. Die äußeren Schmeckorgane stehen bei Schmetterlingen und Schnabelkerfen an der Rüsselspitze, bei Fliegen am Rüssel, bei Hymenopteren an der Zunge und den Nebenzungen (Abb. 396 B). Der Gelbrand (Dytiscus marginalis L.) und seine Larve tragen sie auf den Enden der Kiefer- und Lippentaster. Entfernen der Taster schädigt, wie Versuche zeigen, die Nahrungssuche dieses Käfers mehr als Wegnehmen der Fühler.

Ganz im Gegensatz zu dem Geschmackssinn, der bei den Insekten keine besonders große Rolle zu spielen scheint, weist der Geruchssinn bei vielen von ihnen eine ganz außerordentliche Ausbildung auf und ist von der größten Bedeutung für die Nahrungssuche und für das Geschlechtsleben. Aas- und Mistkäfer werden durch den Geruchssinn zu ihren Fraßstellen geleitet. In den unterirdischen Trüffeln leben besondere Käfer- (Anisotoma) und Fliegenarten (Sapromyza), die unmöglich anders als durch den Geruchssinn diese Wohnstätten für ihre Larven finden können. Unter den Bockkäfern zeichnen sich die Blumenbesucher (Strangalia, Toxotes) durch scharfen Geruchssinn vor den anderen aus. Die Schlupfwespen werden durch den Geruch zu den Wirtstieren geführt, in denen sie ihre Eier unterbringen: so konnte ein Sammler die versteckt lebende Raupe des Weißdornspinners (Gastropacha crataegi L.) in einem Heidelbeerstrauch dadurch finden, daß er die in dieser Art schmarotzende Schlupfwespenform auf den Strauch auffliegen sah. Eine andere Schlupfwespe, Rhyssa persuasoria L., legt ihre Eier in die Larven der Holzwespen, die im Innern von Nadelholzstämmen leben, und bohrt ihren langen Legebohrer gerade an der Stelle, wo die Larve sitzt, ins Holz ein: sie kann unmöglich den befallenen Baum anders als durch den Geruch finden, und wahrscheinlich leitet sie dieser Sinn auch zu der Stelle, wo die Larve sitzt. Die Ameisen erkennen durch den Geruchssinn ihre Nestgenossen, finden mit Hilfe dieses Sinnes den Weg zum Nest zurück, und die blinden Arten, wie Dorylus, Eciton, Aenictus sind hauptsächlich auf den Geruch angewiesen, um sich zurecht zu finden.

Am überraschendsten ist die ungeheure Schärfe des Geruchs, die den männlichen Spinner und Spanner zu dem frisch ausgeschlüpften Weibchen seiner Art leitet. Bei diesen Schmetterlingsformen, die im ausgebildeten Zustande keine Nahrung zu sich nehmen, können sich die Geschlechter nicht an der gemeinsamen Futterpflanze treffen; die Männchen sind daher dazu ausgerüstet, die Weibchen aufzusuchen. Als Forel mitten in der Stadt Lausanne eine Anzahl Weibchen des kleinen Nachtpfauenauges (Saturnia carpini Borkh.) gezüchtet hatte, schwärmten die Männchen in so großer Zahl vor seinem Fenster, daß die Erscheinung eine Ansammlung der Straßenjugend veranlaßte. In Zürich konnte Standfuß mit dem frisch ausgeschlüpften Weibchen einer verwandten Form, Saturnia pavonia L., die dort gar nicht häufig ist, an einem Tage zwischen $10^1/_2$ Uhr vormittags und 5 Uhr nachmittags 127 Männchen anlocken, und diese müssen z. T. aus ziemlicher Entfernung herbeigeflogen sein, also das Weibchen weithin gewittert haben. Und doch vermag unser Geruchssinn von dem Dufte solcher Schmetterlingsweibchen, selbst wenn ihrer mehr als 50 gleichzeitig vorhanden sind, nicht das Geringste wahrzunehmen. Der französische Entomologe Fabre machte Versuche mit dem Eichenspinner (Gastropacha quercus L.); diese Art ist am Orte des Versuchs so selten, daß Fabre drei Jahre lang vergeblich danach suchte. Endlich fand er eine Raupe, aus der nach der Verpuppung ein weiblicher Falter wurde. Dieser wurde 4—5 m vom offnen Fenster entfernt unter einem Drahtgeflecht aufgestellt; drei Tage nach dem Ausschlüpfen kamen

eine Menge Männchen der Art in das Zimmer geflogen, im ganzen 60, eine ganz überraschende Zahl bei der Seltenheit des Tieres. Fabre war zweifelhaft, ob es wirklich der Geruchssinn sei, der die Männchen herbeibrachte, da für die menschliche Nase kein Duft bei dem Weibchen wahrgenommen werden kann. Er machte, um das zu entscheiden, weitere Versuche. Wenn ein Weibchen in einer gut verschlossenen Schachtel gehalten wird, kommen keine Männchen; sie kommen aber, wenn das Weibchen offen steht, auch dann, wenn man versucht, dessen Duft durch Naphthalin, Schwefelwasserstoff, Erdöl oder Tabaksrauch zu übertäuben. Stellt man das Weibchen unter einer Glasglocke ans offene Fenster, die Schale mit Sand aber, worauf es bis dahin gesessen hatte, vom Fenster entfernt in eine Ecke des Zimmers, so fliegen alle Männchen über das gesuchte Weibchen hinweg zu jener Schale, von der sein Duft ausgeht.

Solche Geruchsschärfe, die für uns an das Wunderbare grenzt und von der wir uns kaum eine Vorstellung machen können, ist wohl mit darauf zurückzuführen, daß die Zahl verschiedener Gerüche, für die das Riechorgan dieser Insekten zugänglich ist, sehr gering ist. Wir dürfen annehmen, daß sie Geruchsspezialisten sind; der Duft, durch den sie vorwiegend erregt werden, ist aufs engste mit ihrer Lebensweise verknüpft: ein Männchen wird durch den Duft seines Weibchens gereizt, und nur durch diesen; eine Pflanze, die das eine Insekt von weitem anlockt, läßt eines von einer anderen Art unberührt.

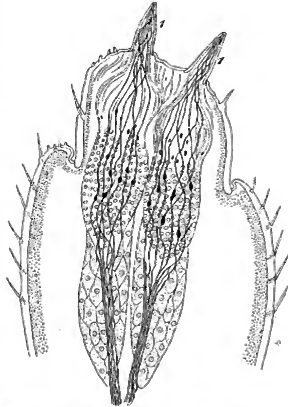


Abb. 597. Riechkegel (1) auf der Spitze des Fühlers bei einem Tausendfuß (Glomeris marginata Vill.). Einzelne Sinneszellen mit Chromsilber imprägniert. Nach vom Rath.

Bei der Suche nach dem Sitze des Riechvermögens ließ man sich zunächst irre leiten durch vermeintliche Analogien mit dem Menschen: man glaubte, daß es, wie hier an der Atemöffnung, so dort an den Tracheenöffnungen oder am Anfang des Darms, am Schlund sitzen müsse. Jetzt weiß man, daß die Fühler und z. T. auch die Taster die Träger der Riechorgane sind. Das ließ sich schon daraus schließen, daß bei den Spinnern, deren Männchen durch den Geruchssinn die Weibchen auffinden, die Oberfläche der Fühler im männlichen Geschlecht viel größer ist als im weiblichen: jene haben doppelt gekämmte Fühler, diese nur gewimperte. Ähnlich ist es beim Maikäfer; bei den Aaskäfern jedoch, wo Männchen und Weibchen zur Nahrungssuche in gleicher Weise des Geruchssinns bedürfen, sind die Fühler beider Geschlechter gleich. Versuche erheben jene Vermutung über allen Zweifel. Wenn man einen Totengräber (Necrophorus) der Fühler beraubt, vermag er das Fleischstück, an dem er vorher fraß, nicht mehr zu finden; er frißt aber eifrig weiter, wenn man ihn daran setzt. Es ist weiterhin bekannt, daß verschiedene Ameisenarten und -Gattungen sich heftig befehden, wenn man sie zusammenbringt; schneidet man ihnen aber die Fühler ab, so mischen sie sich friedlich untereinander. Einen Tropfen Honig entdecken fühlerlose Ameisen erst dann, wenn der Mund zufällig hineintaucht. Die Männchen des Seidenspinners (Bombyx mori L.) laufen auf ein Weibchen, das in

einiger Entfernung von ihnen hingesetzt wird, unter lebhaftem Flügelschlagen eilig los; schneidet man aber dem Männchen die Fühler ab, so weiß es die Richtung, in der das Weibchen sitzt, nicht mehr zu finden.

Die Organe des Geruchssinns sind hauptsächlich Grubenkegel (Abb. 398B), ähnlich denen des Geschmackssinns. Es ist diesen Sinnesorganen äußerlich nicht anzusehen, was die einen für den Geruchs-, die andren für den Geschmackssinn geeignet macht. Auch frei an der Oberfläche stehende Kegel kommen vor (Abb. 397), sie sind dann meist durch längere starke Haare, die zwischen ihnen stehen, vor mechanischer Reizung geschützt. Bei den Hymenopteren finden sich außerdem Organe bedeutendern Umfangs, sogenannte Porenplatten (Abb. 398C). Je größer die Oberfläche des Fühlers, um so zahlreicher sind im allgemeinen die Einzelsinnesorgane, und um so stärker wirkt der chemische Reiz.

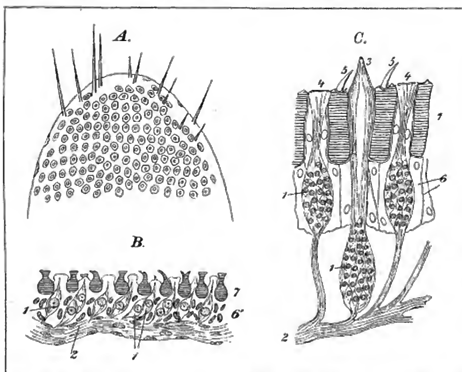


Abb. 398. Riechorgane von Insekten. *A* Stück der Oberfläche einer Fühlerlamelle vom Maikäfer, mit Sinnesgruben. *B* Teil eines Schnittes durch eine solche Lamelle. *C* Teil eines Schnittes durch einen Fühler der Wespe, mit einem Riechkegel (*3*) und zwei Porenplatten (*4*). *1* Primäre Sinneszellen, *2* Nerven, *5* Borsten, *6* Epidermiszellen, *7* Chitinkutikula (horizontal gestrichelt). *B* nach vom Rath, *C* nach Kräpelin.

Die Schärfe des Geruchssinns ist natürlich den jedesmaligen Bedürfnissen angepaßt; dafür nur einige Beispiele: beim Maikäfer sind die Endglieder des Fühlers zu dünnen, breiten Lamellen ausgebreitet, die eine quergestellte Fächerkeule bilden; beim Männchen sind die Lamellen zahlreicher (7 gegen 6) und größer als beim Weibchen, so daß dort die Gesamtoberfläche der Lamellen $3\frac{1}{2}$ mal so groß ist als hier, und während ich auf dem weiblichen Fühler 8305 Sinnesorgane finde, zähle ich auf dem männlichen deren 50229, also mehr als das Sechsfache. Bei dem Männchen der Heuschrecke Tryxalis tragen die Fühler im Durchschnitt 2000, bei dem Weibchen nur etwa 1300 Grubenkegel. Bei der Stechmücke Culex pipiens L., bei der nur die Weibchen Blut saugen, während die Männchen entweder keine Nahrung aufnehmen oder Honig lecken, haben dagegen die Weibchen, die ihre Opfer mit Hilfe des Geruchssinns finden müssen, die zahlreicheren Einzelorgane: die blassen Riechhaare zwischen starren Fühlhaaren sind hier über den ganzen Fühler verteilt, beim Männchen stehen sie nur auf den letzten Gliedern. Die Schwebfliege (Helophilus floreus L.) findet die Stätten für die Unterbringung ihrer Eier, grasbewachsenen Boden, überall in genügender Menge; die Raupenfliege Echinomyia grossa L., die ihre Eier an die Raupen von Spinnern legt, muß lange nach solchen suchen: dementsprechend steht bei Helophilus auf jeder Fühlerseite nur eine Grube mit Riechorganen, bei Echinomyia deren über 200.

Dadurch, daß bei den Insekten die Riechorgane auf den beweglichen Fühlern angebracht sind, ist diesen Tieren ein Mittel zum aktiven Wittern, zur Erneuerung der Riechluft um die Organe gegeben. Solche charakteristische Fühlerbewegungen kann man z. B. bei den Fächerhornkäfern, den Mai- oder den Mistkäfern, leicht beobachten, wenn man ihnen riechende Stoffe nähert. Baumwanzen machen bei Beunruhigung sofort Fühlerbewegungen. Bei laufenden Weg- und Schlupfwespen, die nach Beute suchen, sind die Fühler in beständiger fibrierender Bewegung. Fliegende Insekten brauchen natürlich nicht erst aktiv, durch Fühlerbewegungen, die umgebende Luft zu erneuern. Auch eine Annäherung des Riechorgans an die Geruch ausströmenden Gegenstände wird durch die Beweglichkeit der Fühler in einfachster Weise ermöglicht, gleichsam ein Riechtasten; das Wegfinden der Ameisen mag auf solchem beruhen.

Dem Menschen werden durch seine beweglichen Sinnesorgane, die Augen und die Tastorgane, Raumwahrnehmungen vermittelt, weil die betreffenden Sinnesempfindungen mit Bewegungsempfindungen verknüpft sind. Ob und wieviel wir Vorstellungen, analog denen der Menschen, bei Insekten annehmen können, wissen wir nicht. Aber wir können sagen: wenn ein Mensch derartig bewegliche Riechorgane hätte, so wären auch mit seinen Riechempfindungen Raumvorstellungen verknüpft: er könnte viereckige, runde, längliche Geruchskomplexe unterscheiden.

b) Schmecken und Riechen und ihre Organe bei den Wirbeltieren.

Bei den Wirbeltieren sind die Organe des chemischen Sinnes nach zwei ganz verschiedenen Grundplänen entwickelt: die einen bestehen aus sekundären Sinneszellen, die andern aus primären. Die ersteren sind durchweg nur durch flüssige Reizstoffe erregbar und werden mit Recht den Schmeckorganen des Menschen gleichgestellt. Aber die aus primären Sinneszellen zusammengesetzten Sinnesepithelien sind bei den Fischen durch flüssige, bei allen übrigen Wirbeltieren durch gasförmige Reizstoffe erregbar; es ist daher nicht ohne weiteres gerechtfertigt, bei den Fischen physiologisch von einem Riechorgan zu sprechen; der chemische Sinn ist bei ihnen nicht in Geruchs- und Geschmackssinn geschieden. Aber sicher ist das chemische Sinnesorgan der Fische, das in der Nasengrube gelegen ist, als der Vorläufer des Riechorgans der übrigen Wirbeltiere anzusehen. Wie unten ausgeführt, ist es auch bei den Fischen von den chemischen Sinnesorganen der Haut und Mundhöhle wohl unterschieden; wir werden es daher mit unter den Riechorganen behandeln.

Das allgemeine Schmeckorgan der Wirbeltiere ist die Geschmacksknospe. (Abb. 399.) Sie besteht aus sekundären Sinneszellen, deren jede mit einem feinen, plasmatischen Schmeckhärchen oder -stiftchen ausgestattet ist, und aus dazwischen stehenden Stützzellen. Zwischen die Zellen schieben sich baumförmig verästelte Enden der Nervenfasern ein und umspinnen die Zellen; am Grunde der Geschmacksknospe liegt noch ein besonderes Geflecht von Nervenfäserchen und umfaßt sie wie das Becherchen die Eichel — daher wird es als Cupula (Becherchen) bezeichnet. An den Stellen, wo die Geschmacksknospen liegen, bringt das Bindgewebe der Cutis zapfen- oder papillenförmig in die Epidermis ein (A): die Knospen bilden innerhalb der geschichteten Epidermis einschichtige Bezirke. Bei den Fischen und Amphibien ist die Oberfläche der Epidermis da, wo die Knospe liegt, schüsselförmig eingesenkt, bei den Säugern wölbt sich die umgebende Epidermis so über die Endfläche der Knospe herüber, daß ein kleiner Vorraum entsteht, der durch den sogenannten Geschmacksporus (Abb. 399 B, *a*) nach außen mündet. Die Gestalt der Geschmacksknospen wechselt bei den verschiedenen Klassen.

Die Geschmacksknospen stehen bei den Fischen zum Teil auf der Oberfläche des Körpers, vor allem dicht an den Barteln und den Lippen, aber auch in der Mundhöhle, wie am Gaumen, am Schlundeingang und auf den Kiemenbögen. Die Verteilung ist nicht überall gleich: meist ist die chemische Reizbarkeit der äußeren Haut auf den Kopf und dessen Nachbarschaft beschränkt; aber beim Angler (Lophius) dehnt sie sich über den ganzen Körper aus.

Bei den luftlebenden Wirbeltieren sind die Geschmacksknospen von der äußeren Körperoberfläche ganz verschwunden, da sie dort einerseits mit flüssigen Schmeckstoffen kaum in Berührung kommen und andrerseits der Gefahr des Vertrocknens ausgesetzt sein würden. Sie sind daher völlig auf die Mundhöhle und ihre Organe beschränkt. Dort sind sie z. B. beim Wassermolch (Triton) beobachtet. Die nervösen Endscheiben auf dem Rande des Zungenrückens und am Gaumendach beim Frosch scheinen jedoch Tastorgane zu sein. Bei den Reptilien sind die Geschmacksknospen nur spärlich zu finden; die Eidechse trägt solche auf der Zunge; bei den Schildkröten sind sie auf den Papillen der Zunge und am Rande derselben vorhanden; Zunge und Gaumen der Krokodile sind ganz verhornt und tragen keine Geschmacksknospe, hier stehen sie am Eingange des Schlundes. Bei den Vögeln waren Geschmacksknospen lange unbekannt, obgleich man aus der Vorliebe dieser Tiere für gewisse Speisen z. B. der Papageien für Zucker auf das Vorhandensein von solchen schließen konnte. Jetzt sind sie bei einer ziemlichen Anzahl von Vogelarten am Zungengrunde und am Beginn des Schlundes aufgefunden, besonders zahlreich an den drüsenreichen Teilen des weichen Gaumes, wo vielfach die Zellen der Geschmacksknospen eine Drüsenmündung rings umgeben.

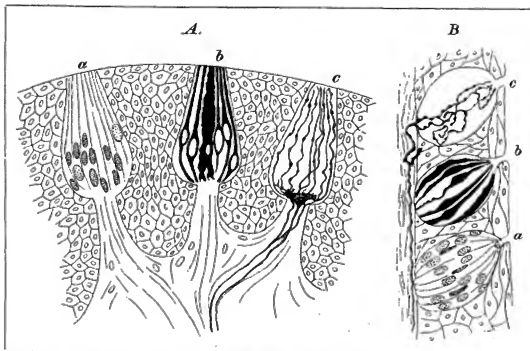


Abb. 399 Geschmacksknospen *A* von den Bartfäden der Barbe, *B* von den blättrigen Papillen der Kaninchenzunge.
a gibt ein Übersichtsbild, in *b* sind schlanke Sinneszellen und plumpe Stützzellen, in *c* Nervenfasern elektiv gefärbt.

Die Säuger besitzen die weitaus am besten ausgebildeten Schmeckorgane unter den Wirbeltieren. Das hängt aufs engste mit dem Besitz von Kauzähnen zusammen: sie verarbeiten und zerquetschen die Nahrung im Munde mehr oder weniger gründlich und pressen dabei die Extraktivstoffe aus ihr heraus, die dann auf die Geschmacksorgane wirken können. Die niederen Wirbeltiere dagegen, mit Ausnahme mancher Fische vielleicht, sind vorwiegend Schlinger, keine Kauer; ihre Zähne sind meist Fangzähne zum Festhalten der Beute. Die Nahrung verweilt nicht lange im Munde und wird nach flüchtiger

Zerkleinerung oder gar unzerkleinert, wie bei Schlangen und Eulen, verschluckt. Daher sind hier gelöste Schmeckstoffe nur in sehr geringer Menge vorhanden, und damit wird auch die geringe Zahl der Geschmacksknospen erklärlich.

Die tonnenförmigen Geschmacksknospen der Säuger (Abb. 399 B) sind auf verschiedene Abschnitte der Mundhöhle verteilt und kommen nicht etwa allein der Zunge zu, die herkömmlich als Sitz des Geschmacksinns betrachtet wird. Sie stehen außerdem auch am weichen Gaumen und auf dem Kehldeckel. Auf der Zunge sind sie an die sogenannten Zungenpapillen gebunden, deren es dreierlei Formen gibt, pilzförmige, umwallte und blättrige Papillen (P. fungiformes, vallatae, foliatae (Abb. 401, *2*, *1*, *3*)).

Die pilzförmigen Papillen ragen als kleine Erhebungen über die Zungenoberfläche hervor. Bei den erwachsenen Menschen sind 20% von ihnen ohne Geschmacksknospen; die übrigen tragen jede nur eine oder wenige Knospen; bei den Säuglingen dagegen

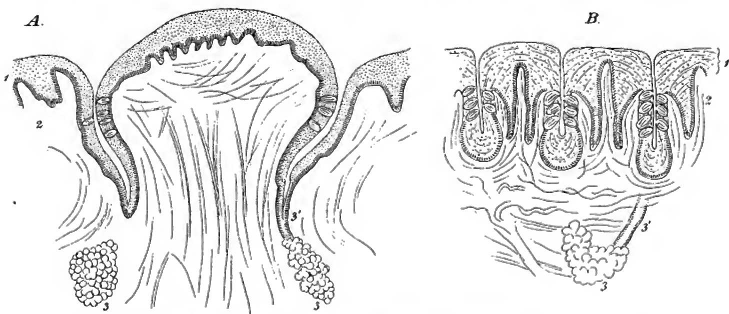


Abb. 400. Schnitte durch Geschmackspapillen von Säugern. *A* durch eine umwallte Papille der Menschenzunge, *B* durch eine blättrige Papille der Kaninchenzunge. *1* Epidermis, *2* Kutis der Mundschleimhaut, *3* seröse Drüsen und *3'* ihr Ausführgang. Nach Stoehr.

sind sie zahlreicher und tragen ausnahmslos Geschmacksknospen, zum Teil in größerer Zahl. Bei Ratte und Kaninchen steht mindestens eine Knospe auf jeder Papille. Im ganzen sind beim Menschen etwa 350—400 pilzförmige Papillen vorhanden. Bei den umwallten und blättrigen Papillen (Abb. 400) sind Gräben vorhanden, die bei den ersteren (A) in sich zurücklaufen und eine inselförmige Papille umgeben, während bei den blättrigen Papillen (B) eine Anzahl Gräben einander parallel ziehen und Leisten zwischen sich lassen. An den Wänden der Gräben stehen die Geschmacksknospen. Hier sind ihre Schmeckstiftchen vor mechanischen Verletzungen geschützt, und was noch wichtiger ist, in den Gräben sammeln sich die Schmeckstoffe an und ihre Einwirkung auf die Knospen ist daher weniger vorübergehend. Auf dem Boden der Gräben münden Drüsen aus, deren eiweißhaltiges Sekret die Geschmacksknospen feucht erhält und ferner dazu beiträgt, die eingedrungenen Schmeckstoffe aus den Gräben wieder zu entfernen.

In den umwallten und blättrigen Papillen sind die meisten Geschmacksknospen untergebracht, sie sind der Hauptsitz des Geschmacksinns; die vereinzelten Knospen kommen ihnen gegenüber wenig in Betracht. Die Zahl der Knospen in einer Papille wechselt mit der Größe der Papille. Beim Schaf enthält eine mittelgroße umwallte Papille

480 Knospen, beim Rind 1760, beim Schwein 4760. Beim Schaf und Rind sind deren 20 vorhanden, im ganzen also beim Schaf etwa 9600 Geschmacksknospen, beim Rind 35200; das Schwein jedoch besitzt nur zwei umwallte Papillen, also 9520 Knospen. Die blättrige Papille des Kaninchens hat 12 Leisten und trägt auf einer Leiste etwa 640 Knospen; eine Papille hat also 7440, und beide zusammen etwa 15000 Knospen.

Die umwallten und blättrigen Papillen stehen stets am Zungengrund, wo die Nahrung schon durchspeichelt und zerkaut hingelangt, die pilzförmigen Papillen dagegen sind in verschiedener Weise über die Fläche und den Rand der Zunge verteilt. Die Zahl der Papillen ist bei phylogenetisch niedrig stehenden Formen gering, besonders bei den Beuteltieren und Insektenfressern; sie besitzen nur 2 bis 3 umwallte Papillen. Die Verschiedenheit der Ernährung bedingt hier keinen Unterschied. Dagegen ist bei den phylogenetisch höher stehenden Säugerordnungen ein deutlicher Einfluß der Ernährungsweise auf die Menge der Geschmackspapillen und auf deren Stellung zu erkennen.

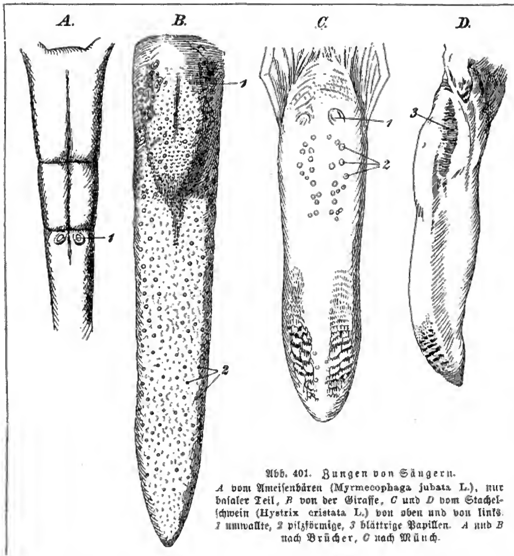


Abb. 401. Zungen von Säugern.
A vom Ameisenbären (Myrmecophaga jubata L.), nur basaler Teil, *B* von der Giraffe, *C* und *D* vom Stachelschwein (Hystrix cristata L.) von oben und von links. *1* umwallte, *2* pilzförmige, *3* blättrige Papillen. *A* und *B* nach Brücher, *C* nach Münch.

Die Schlinger unter den Säugern, bei denen die Nahrung nicht gekaut wird, zeigen nur eine ganz spärliche Entwicklung des Schmeckorgans. Bei den Walen und Lamantinen ist die Zunge ganz glatt; vielleicht kommt hier hinzu, daß die Extraktivstoffe der Nahrung bei diesen Wassertieren zu sehr verdünnt werden, als daß sie erheblich auf das Schmeckorgan einwirken könnten. Man könnte hierher auch die Kloakentiere und die Zahnarmen (Abb. 401 A) rechnen, die nur ein Paar umwallte und keine blättrigen Papillen besitzen.

Wenig gekaut wird die Nahrung bei den Raubtieren. Sie haben eine saftreiche, leicht verdauliche Kost, die sie nur in schlingbare Fetzen reißen; bei ihnen sind 2—3 Paar umwallter Papillen vorhanden, die in der Mitte des Zungengrundes stehen; blättrige Papillen fehlen. Den Übergang zur nächsten Gruppe bilden die Bären, die als

Obst- und Honigfresser von ihnen abweichen: sie haben 4—6 Paar umwallte Papillen und eine Andeutung von blättrigen Papillen.

Stärker kauen die Primaten, die Schweineartigen und die Unpaarhufer. Ihre ganze Mundbewaffnung, mit ihren breitkronigen Backenzähnen, weist darauf hin, daß sie die Nahrung besser zerkleinern und auspressen. Die Zahl der umwallten Papillen mehrt sich wie beim Menschen (meist 9), oder die Papillen sind vergrößert wie beim Schwein. Dazu kommt noch ein Paar blättrige Papillen, die jederseits am Rande des Zungengrundes und damit mehr in der Nähe der auspressenden Mahlzähne liegen. Für die Beziehung zwischen der Verteilung der Geschmacksknospen und der Ernährungsweise ist es auch bezeichnend, daß beim menschlichen Kind mit seiner Milchnahrung die ganze Zungenfläche schmeckend ist, durch zahlreichere Geschmacksknospen an den pilzförmigen Papillen, während beim Erwachsenen nur mehr die Randteile der Zunge, also die Nachbarschaft der Zähne, geschmackbegabt bleibt.

Als starke Kauer kann man die Wiederkäuer und die Nager bezeichnen. Bei ihnen sind die Geschmackspapillen sehr stark entwickelt und verschieben sich noch mehr nach der Seite der Zunge, in die Nähe der Zahnreihen. Bei den Wiederkäuern (Abb. 401 B) ist zwar die Ausbildung der blättrigen Papillen gering; dagegen sind die umwallten zahlreich und stehen in zwei seitlichen Reihen. Bei den ursprünglichsten Formen, den Moschustieren und Kamelen, macht sich das noch weniger geltend; die Hirsche und Rinder besitzen mindestens 10 Paar umwallte Papillen, der Edelhirsch 26—28 Paar, die Giraffe 28—39 Paar. Bei den Nagern (Abb. 401 C u. D) bleiben die umwallten Papillen in ihrer Ausbildung zurück, es sind nur 1—3 Stück vorhanden, dagegen sind die blättrigen Papillen nirgends so hoch entwickelt wie gerade hier.

Was von der Physiologie des Geschmacksinns Genaueres bekannt ist, wurde alles durch Versuche am Menschen festgestellt. Man kann vier spezifische Reize für die Schmeckorgane unterscheiden, bitter, süß, salzig, sauer; der sogenannte alkalische und der metallische Geschmack sind wohl Mischgeschmäcke. Was als würziger Geschmack bezeichnet wird, beruht lediglich auf Geruchsempfindungen; wenn die Riechtätigkeit durch Entzündung der Nasenschleimhaut ausgeschaltet und die Zunge allein tätig ist, fällt viel von dem weg, was gewöhnlich als Geschmack bezeichnet wird. Zwei Kranke hatten durch einen Sturz auf den Kopf den Geruchsinn völlig verloren, den Geschmacksinn aber behalten: sie konnten keinen Unterschied zwischen gekochten Zwiebeln und Äpfeln machen; dagegen vermochten sie Portwein und Burgunder zu unterscheiden; jener erschien ihnen wie Zuckerwasser, dieser wie verdünnter Essig.

Die vier Geschmäcke sind aber nicht gleichmäßig über unsre Zunge verteilt. Süß wird mehr an der Spitze, Sauer mehr am Rande, Bitter am Grunde der Zunge empfunden; Salzig wird an der Spitze und an den Rändern gleich, am Grunde weniger empfunden. So schmeckt Brom-Saccharin am Zungengrunde bitter, an der Spitze süß. Durch punktförmige Reizung der pilzförmigen Papillen mit verschiedenen Lösungen bekam man folgendes Ergebnis: von 125 leicht zugänglichen Papillen besaßen nur 98 Schmeckvermögen; davon reagierten auf Weinsäure 91, auf Zuckerlösung 79, auf Chininlösung 71; 15 Papillen reagierten nur auf eine Lösung. Wahrscheinlich ist jede Geschmacksknospe nur für einen der vier Geschmäcke abgestimmt und nur durch die entsprechenden Reizstoffe erregbar. Die Annahme, daß die Geschmäcke an gesonderte Organe gebunden sind, gibt zugleich die beste Erklärung für die Tatsache, daß einzelne Geschmäcke aufgehoben werden können, ohne daß andere dabei leiden. Kaut man Blätter von Gymnema

silvestre, einer indischen Asklepiadee, so wird der Süß- und Bittergeschmack ganz getilgt, der für Salzig und für Sauer jedoch bleibt bestehen. Einpinselung mit Kokain hebt zuerst den Bittergeschmack auf, dann erst die anderen. Die verschiedenen Geschmäcke scheinen also ebenso selbständig zu sein wie die Warm-, Kalt- und Druckempfindungen. —

Wie bei den Insekten, so ist auch bei den Wirbeltieren der Geruchssinn dem Geschmackssinn an Lebenswichtigkeit im allgemeinen weit überlegen. Zwar kommt er nicht allen Klassen in gleicher Ausbildung zu. Bei den Fischen in eigenartiger Sonderstellung, tritt er bei den niederen Landwirbeltieren dem Gesichtssinn gegenüber sehr zurück und erst bei den Säugern erhebt er sich zu einer solchen Höhe der Entwicklung, daß er vielfach den Gesichtssinn an Wichtigkeit für die Orientierung der Tiere weit übertrifft.

Das Riechorgan der Wirbeltiere weist eine Reihe gemeinsamer Eigenschaften auf. Es besteht aus einem Paar grubenförmiger Vertiefungen am Vorderende des Kopfes, die nur bei den Rundmäulern zu einer unpaaren Grube verschmolzen sind. Das Sinnesepithel (Abb. 402), das einen Teil der Grubenwand überzieht, besteht aus primären Sinneszellen; durch vielfache Faltung des Epithels ist eine Oberflächenvergrößerung und damit eine Vermehrung der Sinneszellen bewirkt. Die Fortsätze der Zellen treten als Riechnervenfasern in das Vorderhirn ein (Abb. 364 A) und endigen dort im Riechkolben (Bulbus olfactorius). Ob die unpaare Riechgrube des Amphioxus, die am Neuroporus desselben gelegen ist, dem Riechorgan der übrigen Wirbeltiere homolog ist, bleibt noch strittig.

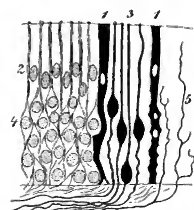


Abb. 402. Querschnitt durch die Riechschleimhaut eines Säugers. 1 Stützzellen, 2 Kerne derselben, 3 Riechzellen, 4 deren Kerne, 5 freie Nervenendigungen. Links Übersichtsbild, rechts mit elektiv gefärbten Bestandteilen.

Bei den Haifischen liegen die Riechgruben auf der Ventralseite, vor der Mundöffnung (Abb. 251 S. 380); ihr Eingang ist rinnenförmig verlängert, und eine Hautfalte, welche die Rinne überlagert, teilt ihn in zwei Öffnungen, eine Zufluß- und eine Abflußöffnung. Damit wird Durchströmung der Riechgrube ermöglicht, und da das Wasser die Reizstoffe mitbringt, bedeutet dies eine Erhöhung der Leistungsfähigkeit. Da die Riechgrube ganz nahe dem Munde liegt, mündet die Abflußöffnung häufig in diesen ein. Diese Verbindung von Riechorgan und Mundhöhle bei den Haien bildet die Grundlage für die gleiche Verbindung, die bei Lurchfischen und Landwirbeltieren von großer Wichtigkeit ist. — Auch bei den Schmelzschuppern und Knochenfischen hat die Riechgrube eine doppelte Öffnung zur Ein- und Ausfuhr des Wassers; aber sie ist von der Mundspalte abgerückt und daher ohne Beziehung zur Mundhöhle.

Das Riechorgan nimmt bei den Fischen nach seiner Verrichtung insofern eine besondere Stellung ein, als es, anders als bei den übrigen Wirbeltieren, flüssigen Reizstoffen zugänglich ist. Diese sind aber andrer Art als die Reizstoffe für die Geschmacksknospen des Kopfes und der Mundschleimhaut. Das ergibt sich mit Sicherheit aus folgenden Versuchen: wenn man hungernden Katzenhaien eine Sardine ins Becken wirft so sind sie nach 2—3 Minuten alle in eifrigem Suchen nach dem Futter. Hat man ihnen aber die Riechschleimhaut entfernt, so reagieren sie nicht auf vorgeworfene Sardinen. Nach 4—6 Wochen Fastenzeit werden normale Haie schon erregt, wenn man nur die Hände, mit denen man eine Sardine angefaßt hat, im Becken wäscht. Eine mit Chinin bitter gemachte Sardine wird zwar angenommen, aber sofort wieder ausgespuckt, wenn sie mit der Mundschleimhaut in Berührung kommt. Der Extraktivstoff der Sardine

wirkt also auf die Nasenschleimhaut, nicht aber auf die des Mundes; umgekehrt scheint das Chinin nur auf die Geschmacksknospen, nicht aber auf die Riechschleimhaut zu wirken.

Von den Amphibien an sind gasförmige Stoffe die adäquaten Reize für das Riechorgan. Zugleich wird die bei den Haien verbreitete Verbindung der Riechgrube mit der Mundhöhle zur Regel: sie geschieht durch rings geschlossene Gänge, die Choanen. Damit ist für die Atemluft ein Weg durch die Nasengruben geschaffen: es wird dadurch zugleich die Güte der Atemluft einer Kontrolle unterworfen, und, was wichtiger ist, dem Riechorgan werden durch die Atembewegungen beständig die in der Luft verteilten Riechstoffe zugeführt. Die Riechgrube zerfällt dabei in zwei Abschnitte, einen Riechteil und einen Atemteil (olfaktorischer und respiratorischer Teil). Die Riechschleimhaut, die den ersteren auskleidet, ist ein einschichtiges Epithel aus Riechzellen mit ihren Riechhärchen und Stützzellen; auf ihrer Oberfläche münden zahlreiche Drüsen, deren Sekret die freien Enden der Riechzellen anfeuchtet und vor dem Vertrocknen bewahrt. Der respiratorische Teil trägt ein Flimmerepithel, das einschichtig oder geschichtet sein kann und ebenfalls durch Becherzellen und Drüsen feucht gehalten wird.

Von den Reptilien an wird mit der Atmung trockner Luft die Scheidung zwischen respiratorischem und olfaktorischem Abschnitt der Nasenhöhle schärfer, indem von der lateralen Seite des Nasenraumes ein Vorsprung, eine Grenzmuschel (Maxilloturbinale) als unvollkommene Scheidewand zwischen die beiden Abschnitte hineinwächst. Bei den Krokodilen und Vögeln wird die über dieser Muschel gelegene olfaktorische Schleimhautfläche durch eine Wulstbildung, den Riechwulst, vergrößert.

Amphibien und Reptilien besitzen nur ein schwach ausgebildetes Riechvermögen. Vor allem fehlt auch den Vögeln ein bedeutenderes Witterungsvermögen, wie es ihnen zuweilen von Jägern zugesprochen wird. Sie werden bei ihrer Nahrungssuche durchaus durch den Gesichtssinn geleitet, auch die Geier und Raben, die von Aas leben. Ein zahmer Baumfalk hielt ein Stück Siegellack für Fleisch und stieß danach. Daß bei den Vögeln der Geruchsinn so schlecht ausgebildet ist, erklärt sich aus der Natur der Riechstoffe: alle uns bekannten Stoffe, die den Geruchsinn reizen, haben verflüchtigt ein hohes spezifisches Gewicht; daher lastet der Riechstoff am Boden und kommt für die Orientierung des fliegenden Vogels nicht in Betracht. Dazu kommt Mangel an Eigengeruch bei den Vögeln, der seinen Grund in ihrer Armut an Hautdrüsen hat: außer der Bürzeldrüse besitzen sie keine Hautdrüsen, sondern also keine riechenden Sekrete ab.

Ganz im Gegensatz dazu steht das Verhalten der Säuger. Sie besitzen einen starken Eigengeruch, besonders infolge der reichlichen Drüsensekrete. Meist ist die behaarte Haut reich an Schweiß- und Talgdrüsen; aber auch dann, wenn dort die Schweißdrüsen, wie bei Ratte und Hamster, ganz fehlen oder doch nur spärlich vorhanden sind, wie beim Maulwurf, Siebenschläfer und Hund, sind doch die Sohlenballen reich an solchen und können eine riechbare Spur an dem Boden zurücklassen. Die Klauensäckchen der Schafe und die Ansammlungen von Schweißdrüsen zwischen den Klauenspalten der Schweine haben die gleiche Wirkung. Dem entspricht die überaus hohe Ausbildung des Geruchsinns bei den Säugern. Das Riechorgan ist für sie einer der wichtigsten Vermittler des Verkehrs mit der Außenwelt. Es spielt eine große Rolle bei der Nahrungssuche und beim Erkennen der Feindesnähe, beim Finden des Weges und im Geschlechtsleben.

Die Huftiere wittern den Feind, die Raubtiere die Beute; der Jäger weiß, mit welcher Vorsicht er vermeiden muß, sich dem Wilde mit dem Wind zu nähern. Der Hund des Trüffelsuchers findet den im Boden verborgenen Pilz, ebenso wie der Hund

die Spur seines Herrn findet, durch den Geruchsinn. Daß ein Hund blind ist, wird oft für die flüchtige Beobachtung kaum bemerkbar; wenn sein Riechorgan zerstört wurde, ist er hilflos. Saugende junge Hunde, denen der Riechnerv durchschnitten wurde, konnten die Zitzen der Mutter nicht mehr finden und mußten mit der Spritze ernährt werden; sie fanden nicht mehr selbständig ins Lager und wurden auch bei Futtersuche durch den Gesichtssinn getäuscht: trockenes Fleisch ließen sie liegen, leckten aber den eigenen Harn und Kot.

Der Geruchsinn bietet den Tieren große Vorteile für das Zurechtfinden: Dunkelheit und Nebel, Schneegestöber und Staubmassen sind gleichgültig für ein Riechtier, während sie dem Sehtier gefährliche Hindernisse werden; im dichtesten Wald findet es sich so gut zurecht wie auf freiem Feld.

Den besten Witterern ist noch ein Mittel gegeben, das die Richtung, aus der der Luftstrom kommt, ankündigt: es ist die durch beständige Drüsensekretion feuchtgehaltene Schnauze, der wir besonders bei Hunden und bei Wiederkäuern begegnen. Will der Mensch die Richtung eines schwachen Windes erkennen, so macht er einen Finger naß und hält ihn gegen den Zug; aus dem Kaltwerden auf der einen oder anderen Seite beurteilt er die Windrichtung. Ähnlich können wir uns die Funktionsweise der feuchten Schnauze bei den Säugern denken.

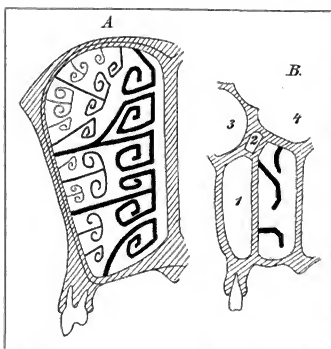


Abb. 403. Linke Hälfte eines Durchschnitts durch die Nasenhöhle mit den knöchernen Nasenmuscheln: *A* von einem osmatischen Säuger, *B* vom Menschen. Schematisch. *1*—*4* Nebenhöhlen der Nase. *A* nach Paulli.

Der hohen Leistungsfähigkeit des Geruchsinns bei den Säugern entspricht eine gesteigerte Differenzierung der Organe. Der Riechraum nimmt gegenüber dem respiratorischen Abschnitt, zu dem hier noch ein mehr oder weniger ausgedehnter Vorraum kommt, viel mehr Platz ein als bei den übrigen Wirbeltieren. Die Grenzmuschel, das Maxilloturbinale, die ihn gegen jener abgrenzt, bildet einen Schutz für die Riechschleimhaut gegen Staub und Fremdkörper. Im Riechraum sind statt des einen Riechwulstes der Sauropsiden 4—5 Wülste oder Muscheln auf der lateralen Seite ausgebildet, und knöcherne Lamellen bieten ihnen Stütze und verhindern das Zusammenfallen (Abb. 403). Höhlenbildungen in den benachbarten Knochen, besonders im Keilbein und Stirnbein (Sinus sphenoidalis und frontalis) bieten für die Ausdehnung der Muscheln noch mehr Raum. So kommt eine riesige Oberflächenentwicklung auf engem Raum zustande. Aber es ist nicht diese ganze Oberfläche mit Riechschleimhaut besetzt, sondern nur der hintere Teil der Riechmuscheln. Vielleicht muß eine große Verdunstungsoberfläche vorhanden sein, um die Luft im Riechraum feucht zu erhalten. Der Verlust an Witterungsfähigkeit bei unseren Jagdhunden in der trocknen Atmosphäre Südwestafrikas ist wohl auf die Beeinträchtigung der Riechschleimhaut durch Eintrocknen zurückzuführen.

Beim gewöhnlichen Atem gelangt der Luftstrom gar nicht weit über die Grenzmuschel hinaus, beim Menschen bis an die mittlere Muschel, und die Riechstoffe kommen

durch Diffusion in die Nähe des Sinnesepithels; es wird dann also der Feuchtigkeitsgehalt der Luft im Riechraum kaum vermindert. Erst beim stoßweisen Atmen, beim Schnüffeln, dringt die Luft tiefer in den Riechraum, beim Menschen bis an die Grenze der Riechschleimhaut: das scheint darauf zu beruhen, daß durch Erweiterung der Nasenlöcher bzw. der Nüstern und durch kräftiges Ansaugen die Menge der eingesogenen Luft vermehrt wird. Daher ist mit dem Schnüffeln eine stärkere Einwirkung der Riechstoffe verbunden.

Nicht alle Säuger sind in gleicher Weise mit scharfem Geruchsinn begabt: man unterscheidet gut witternde oder osmatische, schlecht witternde oder mikrosmatische und nicht witternde oder anosmatische. Die Mehrzahl der Säuger sind allerdings Osmaten. Mikrosmatisch sind die Hochtiere, also Affen und Mensch, anosmatisch die Waltiere. Je besser ein Säugetier wittert, um so verwickelter ist der Bau seiner Riechmuscheln: bei den Osmaten umschließen sie, durch Unter- und Nebenmuscheln vermehrt, ein labyrinthisches Gewirr von Räumen, wie es im Aufriß schematisch in der Abb. 403 A dargestellt ist. Beim Menschen dagegen sind außer der Grenzmuschel nur zwei Nasenmuscheln von einfachem Bau vorhanden (Abb. 403 B), und die Riechschleimhaut nimmt in jeder Hälfte nur noch etwa 250 mm² ein; von diesem Gebiet liegt die Hälfte, von der Größe eines Fünfpfennigstücks, auf der oberen Muschel, die andere Hälfte auf der Nasenscheidewand (Abb. 404). Die Kürze des Halses, die ein annäherndes Schleppen der Nase am Boden unmöglich macht, und der aufrechte Gang der Hochtiere mag für deren geringe Witterungsfähigkeit mit in Betracht kommen. Von mehr Gewicht ist aber wohl die Konkurrenz, die dem Riechhirn durch die Größenzunahme der Großhirnhemisphären gemacht wurde: es scheint, daß diese Zunahme auf der einen eine Kompensation auf der anderen Seite erforderte, daß also das bei den Osmaten mächtig entwickelte Riechhirn sich verkleinerte, und seine Rückbildung auf das periphere Sinnesorgan zurückwirkte. Bei den anosmatischen Waltieren schließlich sind keine Muscheln vorhanden, der Nasenraum ist glatt und dient nur noch als Atemweg. Die ganze auf das Wasser beschränkte Lebensweise der Wale bringt den Mangel jeglicher Riechstoffe mit sich, und die Rückbildung des Riechorgans ist hier als eine Folge des Nichtgebrauchs anzusehen.

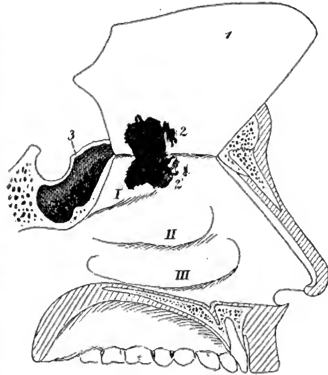


Abb. 404.
Ausbreitung der Riechschleimhaut beim Menschen.
Der Kopf ist durch einen Schnitt rechts neben der Nasenscheidewand (1) nahezu halbiert, diese letztere ist unten losgelöst und in die Höhe geklappt; man sieht die Nasenmuscheln (I—III); die Riechschleimhaut (2) ist durch schwarze Färbung in ihrer Ausdehnung sichtbar gemacht; 3 Keilbeinhöhle. Nach v. Brunn.

Die Schärfe der Geruchswahrnehmung ist sogar bei dem geruchschwachen Menschen noch erstaunlich hoch und übertrifft weit das, was unsere künstlichen chemischen Nachweismittel leisten. Von Äthermerkaptan z. B. reicht eine Menge zur Reizung des Riechorgans hin, die 250 Mal geringer ist als die kleinste Menge Merkaptan, deren Nachweis auf spektralanalytischem Wege noch gelingt. Bei Osmaten mögen noch geringere Mengen ausreichen.

Wenn der Mensch einen so feinen Geruchsinn hätte wie der Hund, so würde nicht bloß sein Sinnesleben, sondern seine gesamte Vorstellungswelt dadurch eine einschneidende Änderung erfahren. In unserem Denken herrschen Gesichts- und Gehörvorstellungen bei weitem vor, und nur verhältnismäßig selten geschieht es, daß wir durch einen Geruchsreiz an etwas Vergangenes erinnert werden. Mit den meisten Personen, Räumen, Erlebnissen verbinden wir gar keine Geruchsvorstellungen. Es ist kein Zweifel, daß uns damit eine sehr interessante Seite der uns umgebenden Welt zum größten Teil verborgen bleibt.

Man hat gewisse Anhaltspunkte dafür, daß nicht alle Riechzellen durch alle Riechstoffe gereizt werden können; vielmehr scheinen die Riechzellen ihre Eigenart zu haben, und wir gehen wohl nicht fehl mit der Annahme, daß in der Riechschleimhaut verschiedene Arten von Riechzellen nebeneinander vorhanden sind. So kommt es vor, daß Individuen bestimmten Gerüchen nicht zugänglich sind, z. B. der Vanille oder der Reseda; man nennt das partielle Anosmien. Wenn eine experimentell erzeugte Riechunfähigkeit schwindet, so kehrt nicht die Empfänglichkeit für die verschiedenen Gerüche gleichmäßig zurück, sondern zuerst die für brenzliche Gerüche (Kreosot, Teer), dann die für hircinische (Hammeltalg, Kapronsäure), dann die für ekelhafte und zwiebelartige (Merkaptan), schließlich für ätherische und balsamische, zuletzt für Opium und Moschusgeruch. Die unendliche Mannigfaltigkeit der in der Natur vorkommenden Gerüche würde sich dann durch Mischung erklären, wobei die einzelnen Komponenten am Gesamtgeruch verschieden stark beteiligt wären. Eine genaue experimentelle Prüfung dieser an sich sehr wahrscheinlichen Annahme ist jedoch wegen der unzugänglichen Lage der Riechschleimhaut unmöglich.

5. Sehen und Sehorgane.

a) Allgemeine Grundlagen.

Jene Modifikationen der Ätherschwingungen, die wir als Licht empfinden, haben auf die Lebewesen vielfachen Einfluß und rufen Reaktionen der verschiedensten Art hervor. Das Licht in der Intensität und Mischung wie es uns von der Sonne zukommt, ist kein allgemeiner Plasmareiz; nicht jede Zelle reagiert auf plötzliche Belichtung oder Verdunkelung. Auch ein allgemeiner Nervenreiz ist es nicht. Man kann einen Froschmuskel zum Zucken bringen, indem man seinen Nerven durch die verschiedenartigsten Reize erregt: durch mechanische Reize, indem man ihn drückt, durch chemische Reize, indem man ihn mit Säure oder mit Salzlösungen betupft, durch thermische Reize mittels Erwärmung, durch elektrische Reize; aber auf optische Reizung des Nerven erfolgt keine Reaktion; ebenso ist auch die direkte optische Reizung eines gewöhnlichen Muskels erfolglos.

Immerhin gibt es besonders ausgestattete Zellen, die auf Lichtreiz reagieren. Läßt man auf ein Chamäleon, das sich im Dunkeln befindet, einen schmalen Streifen Licht fallen, so hebt sich binnen kurzem die dadurch betroffene Stelle in scharfer Begrenzung dunkel von der übrigen Haut ab: die Pigmentzellen, die hier liegen, haben sich unter dem unmittelbaren Einfluß des Lichtes ausgebreitet. Wird ein ausgeschnittenes Stück der Haut des Tintenfisches (Loligo), an dem die Nerven durch Atropinvergiftung ausgeschaltet sind, bestrahlt, so erweitern sich die Farbzellen derselben, und zwar bei blauem Licht zuerst die gelben, bei gelbem Licht zuerst die violettroten: hier können es nur die Farbzellen selbst sein, die durch das Licht gereizt wurden. Während Muskeln im allgemeinen nicht auf Lichtreiz antworten, ziehen sich die Irimuskeln des Frosches bei Belichtung zu-

sammen; dies geschieht auch dann noch, wenn das herausgenommene Auge 14 Tage lang in einer feuchten Kammer aufbewahrt wurde, wenn also mit größter Wahrscheinlichkeit alle Nerven abgestorben sind; es muß also auf unmittelbarer Beeinflussung des Muskels durch das Licht beruhen.

Diese Wirkungen haben aber nichts mit Sinnestätigkeit zu tun. Die Arbeit eines Sinnesorgans, das durch Licht erregbar ist, besteht vielmehr darin, die Bewegung, auf der das Licht beruht, in eine andere Bewegung oder allgemeiner in eine andere Energieform umzusetzen, in Nervenerregung. Während aber die direkte optische Reizung von Zellen, die nicht Sinneszellen sind, verhältnismäßig selten vorkommt, ist die optische Reizung von Nervenendorganen überaus häufig. Dem Menschen übermittelt sie einen sehr großen Teil dessen, was er von der Welt weiß, und bei sehr vielen Tieren können wir sie mit Leichtigkeit beobachten. Eine Weinbergschnecke zieht sich bei Beschattung zusammen; Motten, Köcherfliegen, Schnaken fliegen dem Licht zu; eine Forelle im Bach, der wir zuschauen, antwortet auf eine Bewegung, die wir machen, mit Flucht. Wenn wir bei solchen Tieren Organe kennen, die mit unseren Augen eine Ähnlichkeit haben, so vermuten wir in ihnen die Eingangspforte für den Lichtreiz.

Häufig aber finden sich bei Tieren, die auf Lichtreiz reagieren, keine Organe, die dem vom Menschen hergenommenen Begriffe des Auges entsprechen. Ein Regenwurm, der bei Nacht aus seinem Loch hervorkommt, zuckt sofort zurück, wenn ihn das Licht einer Blendlaterne trifft. Auster oder Flußmuschel (Unio), die ungestört mit etwas geöffneten Schalen daliegen, schließen dieselben, sobald ein Schatten auf sie fällt. Diese Reaktionen auf Helligkeitswechsel sind so plötzlich, daß man sie nur einer Reizung von Sinnesorganen zuschreiben kann: eine unmittelbare Reizung der Schließmuskeln ist ja auch bei den Muscheln unmöglich, da die Schale sie der Belichtung völlig entzieht. Augen im gewöhnlichen Sinne sind in keinem der Fälle da. Es steht aber immer die Möglichkeit offen, daß hier nicht spezifische Organe des Lichtsinns gereizt werden, sondern andere Sinnesorgane, die anelektiv neben anderen Reizungen auch dem Lichtreiz zugänglich sind.

Beim Regenwurm läßt sich durch Versuche der Nachweis erbringen, daß die stärkste Reizbarkeit durch Licht am Vorderende vorhanden ist, daß das Hinterende beträchtlich weniger reizbar ist, der übrige Körper aber nur in ganz geringem Maße. Mikroskopische Untersuchung zeigt dementsprechend am Mundlappen verstreut in der Epidermis und unter derselben Zellen mit Nervenfortsätzen, die durch eigenartige Binnenkörper an die Sehzellen der Egel erinnern. Diese Zellen sind ihrer ganzen Beschaffenheit nach rezeptorische Zellen. Der Lage nach können sie dem chemischen und mechanischen Sinne nicht dienen; denn in der Epidermis reichen sie nicht bis an die Oberfläche, im Bindegewebe des Kopflappens und im Gehirn, wo sich ebenfalls eine Anzahl findet, sind sie chemischen und mechanischen Reizen entzogen. Dagegen kann das Licht leicht bis zu ihnen durchdringen. Entsprechend der Reizbarkeit des Hinterendes durch Licht finden sie sich auch dort in ziemlicher Anzahl; am übrigen Körper sind sie sehr spärlich. Wir dürfen sie nach Bau, Lage und Verteilung mit einiger Wahrscheinlichkeit als Sinnesorgane des optischen Sinnes, als Sehzellen ansehen. Hier ist also die optische Reizbarkeit und ihre Organe nicht auf eng umschriebene Augen beschränkt, sondern diffus verbreitet, wenn auch mit Bevorzugung des Vorder- und Hinterendes.

Dagegen bei den Austern, den Flußmuscheln und vielen ähnlich reagierenden Muscheln kennt man noch keine Organe des optischen Sinnes. Freilich hat man neuer-

dings solche gefunden bei einigen Cardium-Arten, die ähnlich wie die Austern auf Beschattung reagieren, indem sie ihre Siphonen schließen und einziehen. Damit ist aber nicht sichergestellt, daß auch bei jenen elektive Sehorgane vorhanden sind. Wenn man ferner sieht, daß eine Weinbergschnecke, die der Augen beraubt ist, doch noch auf Beschattung zusammenzuckt, so möchte man der Vermutung Raum geben, daß hier vielleicht anelektive Sinnesorgane bei der Rezeption von Lichtreizen im Spiel sind. Daß man elektive Sehorgane noch nicht aufgefunden hat, berechtigt freilich nicht zu dem Schluß, daß keine vorhanden sind.

Aber auch wenn solche vorhanden sind, so weichen sie doch oft in Bau und Funktionsweise so sehr von den Sehorganen des Menschen und der Wirbeltiere ab, daß wir Bedenken tragen müssen, sie als „Augen" zu bezeichnen und bei ihnen im landläufigen Sinne von „Sehen" zu sprechen. Um den bequemen Ausdruck „Sehen" gebrauchen zu können, müssen wir ihn in seiner Bedeutung verallgemeinern und genau definieren. Unter Sehen verstehen wir, mit Max Schultze, „die Umwandlung derjenigen Bewegung, die uns als Licht erscheint, in eine andere Bewegung, die wir Nervenleitung nennen". Die Bezeichnung „Augen" wird besser auf solche Organe des optischen Sinnes beschränkt, die ein Bildsehen ermöglichen. Aber scharf läßt sich eine solche Unterscheidung nicht durchführen. Wenn von Sehorganen im allgemeinen die Rede ist, so muß man sich dabei bewußt bleiben, daß über die Höhe ihrer Leistung damit keine Aussage gemacht wird.

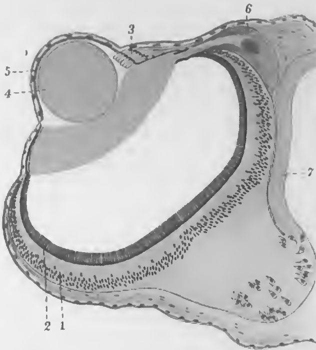


Abb 405. Alciopiden-Auge im Medianschnitt.
1 Sehzellen, die vor dem Ansatz der Stäbchen (2) von einer Pigmentschicht durchsetzt sind; 3 Nebenretina, 4 Linse, 5 Muskelapparat zur Abflachung der Epidermiskuppel über der Linse, 6 Glaskörperzelle, 7 Sehnerv. Das ganze Auge ist außen nur von einer dünnen Epidermis überzogen, so daß das Licht ungeschwächt zu den Sehzellen und dem Sehnerven gelangt, während die Stäbchen nur von Licht getroffen werden, das die Linse passiert hat.

Alle Sehorgane, die bisher genauer untersucht worden sind, haben eine gemeinsame Eigenschaft: die aufnehmenden Elemente in ihnen sind stets primäre Sinneszellen. Diese stammen überall, wo ihre Herkunft nachgewiesen werden konnte, vom Ektoderm ab. Nie finden sich freie Nervendigungen oder sekundäre Sinneszellen als Endorgane. Alles andere, was sich an Sehorganen mit mehr oder weniger großer Regelmäßigkeit findet, sind Zugaben, die zwar oft eine wichtige Rolle spielen, aber für die optische Reizbarkeit nicht wesentlich sind. Das gilt für Linse, Glaskörper, Iris und dergleichen Hilfsapparate; die alten Anatomen vor 100 Jahren glaubten, an einem Sehorgan alle diese vom Wirbeltierauge bekannten Teile wiederfinden zu müssen. Das gilt aber auch für den dunklen Farbstoff, der die Sehorgane so häufig begleitet, das Pigment.

Da das Licht nicht allgemein das Protoplasma reizt, so müssen die Sehzellen besondere Einrichtungen besitzen, die sie dem Reize zugänglich machen, sogenannte Transformatoren. In vielen Fällen nämlich ist es leicht zu erkennen, daß nicht die ganze Zelle für Lichtreiz zugänglich sein kann. Bei manchen sehr durchsichtigen Tieren des

Meeres sind große Teile der Sehzellen und der gesamte Sehnerv den Lichtstrahlen von allen Seiten ausgesetzt, und nur bestimmte Abschnitte der Zellen sind durch Pigment optisch isoliert und ragen in die Camera obscura hinein, in der durch die Linse ein Bild der umgebenden Gegenstände entworfen wird: das gilt z. B. für die Sehorgane so durchsichtiger Tiere wie der freischwimmenden Ringelwürmer, der Alciopiden (Abb. 405) oder der Qualle Charybdea oder der Schwimmschnecken (Heteropoden), wo das Licht allseitig an die Oberfläche der Augen gelangen kann. Die optische Isolierung wäre hier völlig zwecklos, wenn Lichtstrahlen jeder Herkunft, die die nicht isolierten Körper der Sehzellen oder den Sehnerven treffen, dort eine Erregung hervorrufen könnten.

Als Transformatoren oder besser als Stellen, wo die Transformatoren zu suchen sind, kann man alle als Stäbchen oder Zapfen bezeichneten Abschnitte der Sehzellen betrachten. Aber äußerlich abtrennbare Stäbchen und Zapfen sind nicht bei allen Sehzellen vorhanden. Das aber, was allen diesen Zellabschnitten gemeinsam zu sein scheint, sind freie Neurofibrillenenden; solche finden sich auch in anderen Sehzellen und sind dort jetzt in großer Ausdehnung nachgewiesen (Abb. 406). Bei vielen Tieren enthalten die Sehzellen sehr zahlreiche Neurofibrillen, deren freie Endabschnitte etwas verdickt sind und senkrecht zur Oberfläche der Zelle, wie die Borsten einer Bürste nebeneinander stehend, eine Kappe über einen Teil der Zelle bilden, die sich auf Schnitten durch dieselbe als Saum darstellt, den sogenannten Stiftchensaum (Abb. 406 A und 408). Von einem solchen Verhalten führen allerhand Übergänge zu einem einfachen pinselartigen Büschel von Neurofibrillen (Abb. 406 B), und in manchen Sehzellen sind nur ganz wenige oder gar nur eine solche Fibrille vorhanden (C). Im allgemeinen läßt sich sagen, daß dort, wo nur wenige Sehzellen in einem Sehorgan beisammen stehen, die Zahl der Neurofibrillen eine große ist; wenn die Sehzellen sich mehren, nimmt die Zahl der Neurofibrillen in der einzelnen Zelle ab; sind sie sehr zahlreich, so sind wenige oder nur noch eine Fibrille vorhanden: so stehen in dem Sehorgan der Meeresnacktschnecke Pleurobranchus membranaceus Mtros. nur 8—10 Sehzellen, jede von ihnen hat einen sehr ausgedehnten Stiftchensaum; in den „Augen" einer unserer Nacktschnecken, Limax maximus L., sind die Sehzellen viel zahlreicher (über 100) und die Stiftchensäume auf einen viel kleineren Teil ihrer Oberfläche beschränkt; bei den Meeresschnecken Murex und Turbo zählen die Sehzellen nach Tausenden, und jede trägt einen Stiftchenpinsel, und bei den Tintenfischen, wo wie im Menschenauge Millionen von Sehzellen vorhanden sind, enthält jede nur eine Neurofibrille. Die freien Neurofibrillenenden sind bei so zahlreichen Sehorganen in den Sinneszellen nachgewiesen,

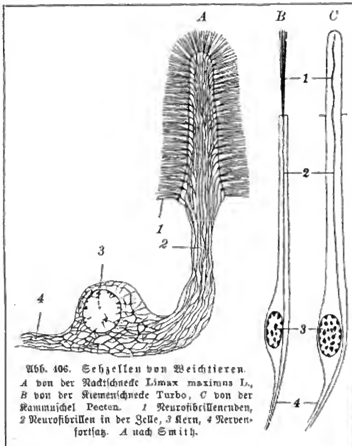


Abb. 406. Sehzellen von Weichtieren. A von der Nacktschnecke Limax maximus L., B von der Kiemenschnecke Turbo, C von der Kammuschel Pecten. 1 Neurofibrillenenden, 2 Neurofibrillen in der Zelle, 3 Kern, 4 Nervenfortsatz. A nach Smith.

daß es der Wahrscheinlichkeit der hier entwickelten Annahme kaum Abbruch tut, daß in manchen Fällen dieser Nachweis noch nicht gelungen ist.

Um zu den ursprünglich in der Epidermis liegenden ektodermalen Sehzellen nur die optischen Reize zuzulassen und sie vor mechanischen, chemischen und thermischen Reizen zu schützen, gibt es verschiedene Mittel: Schutz der Zellen durch eine dicke Kutikularschicht, oder was bei weitem das häufigste ist, Verlagerung der Zellen in die Tiefe. Dort können die Lichtstrahlen in fast ungeschwächter Stärke sie erreichen — man denke nur, wie durch die verhältnismäßig dicke und dichte Gewebeschicht unserer Ohrmuschel das Licht durchscheint — andere Reize jedoch werden ferngehalten. Die Versenkung der Sehzellen kann verschieden geschehen: entweder ziehen sie sich einzeln in die tiefen Schichten der Epidermis oder ins subepidermale Bindegewebe oder, wie bei Capitelliden und Regenwürmern, gar bis in das Gehirn zurück; oder sie bleiben im Epidermisverbande, und der ganze Bezirk, den sie einnehmen, senkt sich ein: so entstehen Sehgruben oder wenn diese sich durch Verwachsung ihrer Ränder ganz von der Oberfläche abschnüren, blasenförmige epitheliale Sehorgane, wie z. B. bei den Schnecken.

b) Die verschiedenen Wege der optischen Isolierung.

Bis in die neueste Zeit hat sich die Anschauung erhalten, daß das Pigment für die optische Reizbarkeit wesentlich sei. Man konnte leicht zu der Ansicht kommen, daß normaler Weise alle Sehorgane Pigment enthalten. Denn bei den niedrig organisierten Sehorganen vieler wirbelloser Tiere war das Pigment der nächste Anhaltspunkt, der zu dem Auffinden dieser Bildungen führte. In der Tat kennt man auch jetzt nur wenige Sehorgane, denen Pigment fehlt; aber es gibt solche. Die gleichen Sehzellen, die in den anerkannten Sehorganen des Blutegels in einem Pigmentbecher angehäuft vorkommen, findet man auch verstreut unter der Epidermis des Egels, ohne daß sie dort von Pigment begleitet wären. Ja, es gibt andere Egel, wie die auf Seefischen schmarotzende Pontobdella muricata Lam., wo nur solche zerstreute Sehzellen ohne begleitendes Pigment vorhanden sind. Die Annahme, daß die Zellen in solchem Falle andere Verrichtungen hätten als da, wo sie in einem Pigmentbecher vereinigt sind, hat doch sehr geringe Wahrscheinlichkeit für sich. Es gibt noch mehr Beispiele der Art. Als nächstliegendes sei nur angeführt, daß albinotische Menschen, denen alles Pigment, auch in der Netzhaut, fehlt, ganz sicher bei nicht zu grellem Licht deutlich sehen können.

Wenn nun das Pigment trotzdem den meisten Sehorganen zukommt, so muß es doch immerhin eine wichtige Aufgabe haben. Diese besteht offenbar darin, daß es Licht aus bestimmten Richtungen von der Sehzelle fernhält, aus anderen aber zu ihr gelangen läßt, daß es die Sehzelle für ganz bestimmt gerichtetes Licht spezialisiert, daß es sie optisch isoliert. Zu Sehzellen, in deren Nähe kein Pigment liegt, wie zu denen des Regenwurms, können von allen Seiten Lichtstrahlen gelangen, soweit es die Durchsichtigkeit des umgebenden Gewebes erlaubt. Unterschiede im Reizerfolg werden nur durch die größere oder geringere Intensität des reizenden Lichtes bedingt, nicht durch Richtung, Form, Ruhe oder Bewegung der Lichtquelle. Ein solches Sehen kann man Hell-dunkelsehen nennen. Das bloße Helldunkelsehen, wie es den pigmentlosen Sehorganen beim Regenwurm und bei Pontobdella oder den Siphonen vieler Muscheln zukommt, genügt den einfachen Lebensverhältnissen dieser Tiere. Der im Boden lebende Regenwurm kommt nur bei Regenwetter oder bei Nacht heraus, wenn seine Feinde, wie Amseln u. dgl., nicht auf der Nahrungssuche sind, und wird daher durch Licht in seine

Röhre zurückgeschreckt. Starkschalige Muscheln wie Venus oder die Herzmuschel (Cardium) liegen offen auf dem Sande mit ausgestreckten Siphonen; sie ziehen diese sofort ein, wenn sie von einem Schatten getroffen werden, der etwa das Nahen eines beutelüsternen Krebses oder Fisches verkündigen kann; jene Muscheln dagegen, die im Sande verborgen leben und nur die äußersten Enden ihrer Siphonen daraus hervorsehen lassen, wie die Sandmuschel (Psammobia) oder die Scheidenmuschel (Solen), werden, wenn sie in verdunkelten sandlosen Glasgefäßen ihre Siphonen ausgestreckt haben, durch plötzliche Belichtung zu heftigem Einziehen derselben veranlaßt: unter ihren natürlichen Lebensverhältnissen bedeutet Belichtung ein Entfernen des schützenden Sandes, kündet also Gefahr an. Wenn dagegen eine Sehzelle auf einer Seite an einer Pigmentwand lehnt, so ist sie für Lichtstrahlen, die von dieser Seite kommen, nicht zugänglich. Eine solche Pigmentblendung einfachster Art ist bei dem Rochenegel (Branchellion torpedinis Sav.) verwirklicht (Abb. 407); im Mundsaugnapf steht ein Paar solcher Pigmentwände, senkrecht zur Oberfläche und zur Medianebene, symmetrisch zueinander, und auf beiden Seiten liegen ihnen eine Anzahl Sehzellen dicht an. Die von vorn kommenden Lichtstrahlen reizen nur die Sehzellen vor den Blendungen, von hinten kommende Strahlen reizen die Sehzellen hinter den Blendungen; solche, die von rechts oder links kommen, reizen alle Sehzellen. So ist der Gesamterfolg der Reizung verschieden, je nach der Richtung der Lichtquelle. Wir wollen diese Art Sehen als **Richtungssehen** bezeichnen.

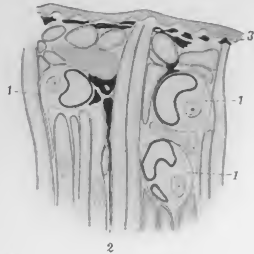


Abb. 407. Sehorgan des Egels Branchellion torpedinis Sav.
1 Sehzellen, 2 Pigmentscheidewand, 3 Epidermis.

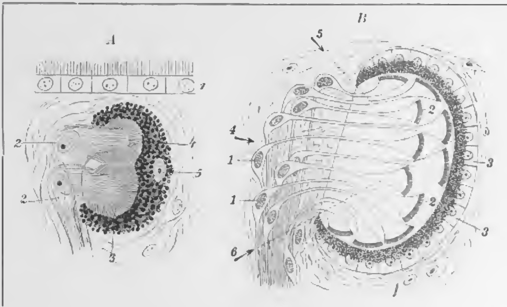


Abb. 408. Pigmentbecherocelle von Strudelwürmern, A von Planaria torva M. Schultze, B von Pl. gonocephala Dug.
In A: 1 Epidermis, 2 Sehzellen, 3 Stiftchensaum, 4 Pigmentzelle und 5 deren Korn. In B: 1 Kerne der Sehzellen, 2 Stiftchensaum, 3 Pigmentzellen; Licht, das in der Richtung des Pfeiles 4 in den Ocell einfällt, reizt alle Stiftchensäume, Licht von der Richtung des Pfeiles 5 nur diejenigen, die nach unten von der .... Linie liegen, solches aus der Richtung 6 nur die Stiftchensäume nach oben von der ---- Linie.

Die optische Isolierung durch eine flache Pigmentwand ist sehr unvollkommen: Lichtstrahlen aus vielerlei Richtungen haben noch den gleichen Reizerfolg. Sie wird vollkommener, wenn die Pigmentwand sich wölbt und die Sehzellen von mehreren Seiten umfaßt, wenn sie zu einer Schale oder einem Becher wird (Abb. 408). Je enger und tiefer der Pigmentbecher ist, um so weniger Lichtstrahlen können bis zu seinem Grunde gelangen: nämlich nur die Strahlen, deren Richtung ganz oder nahezu

mit derjenigen der Becherachse zusammenfällt. Birgt der Becher nur eine Sehzelle, so ist er meist enger und tiefer; enthält er aber deren zahlreiche, so ist er meist weit und verhältnismäßig flach; es sind dann die Zellen am Rande einem viel größeren Strahlenkegel ausgesetzt als die tieferen, und die verschieden gerichteten Strahlen treffen verschiedene und ungleich viele Zellen; die stärkste Reizung wird hervorgerufen durch die axial einfallenden Strahlen, da diese alle Sehzellen treffen. Das Sehorgan ist in beiden Fällen für Strahlen aus einem bestimmten Bezirk zugänglich, den wir als sein Sehfeld bezeichnen wollen Die Leistung ist ein vollkommeneres Richtungssehen. Ein Sehorgan, bei dem die lichtrezipierenden Enden der Sehzellen in einem Pigmentbecher geborgen sind, heißt ein Pigmentbecherocellus. Dabei ist es für die Leistung völlig gleichgiltig, ob der Becher aus gesonderten Pigmentzellen besteht und die Sehzellen von seiner offenen Seite in ihn hineinragen, wie bei den im Parenchym gelegenen Pigmentbecherocellen mancher Strudelwürmer, z. B. Planaria gonocephala Dug. (Abb. 408 B), oder ob die Sehzellen selbst die Becherwandung bilden helfen und das Pigment in ihnen oder den zwischen ihnen stehenden indifferenten Epithelzellen liegt, während nur die lichtrezipierenden Abschnitte der Sehzellen in den Becher hineinragen, wie bei der Napfschnecke Patella (Abb. 413 A).



Abb. 409
Vorderende des Meeres Strudelwurms Prosthiostomum siphunculus mit zahlreichen Pigmentbecherocellen, in einem Bogen am Vorderrand und zwei Gruppen nahe der Mittellinie. Nach Lang.

Die Leistungsfähigkeit eines einzelnen Pigmentbecherocells ist verhältnismäßig gering, besonders wenn nur wenige Sehzellen darin enthalten sind. Ocelle mit zahlreicheren Sehzellen sind gewöhnlich nur in einem Paar vorhanden, wobei sich die Pigmentbecher nach entgegengesetzten Seiten öffnen; so ist es vor allem bei vielen Strudelwürmern und manchen Schnurwürmern; nur bei den Egeln kommen wohl auch drei, beim Blutegel und unserem Roßegel (Haemopis) sogar fünf Paare größerer Pigmentbecherocelle vor. Wenn dagegen die Ocelle nur eine Sehzelle enthalten, sind sie meist in großer Zahl vorhanden und dann so angeordnet, daß ihre Achsen nach verschiedenen Richtungen auseinander strahlen und ihre Sehfelder sich ergänzen. Bei einem unserer Süßwasserstrudelwürmer, Polycelis nigra Ehrbg., steht am Rande des vorderen Körperdrittels eine Reihe von 50—70 Pigmentbecherocellen, bei vielen meerbewohnenden Strudel-, Schnur- und Ringelwürmern sind sie am Vorderende des Körpers in noch weit größerer Zahl vorhanden (Abb. 409). Die Wirkung solcher Anhäufung ist leicht zu erkennen: die Sehfelder der einzelnen Ocelle grenzen mehr oder weniger dicht aneinander und decken sich vielleicht mit ihren Rändern, der gesamte Sehapparat beherrscht ein großes Gebiet. Wenn ein leuchtender Punkt sich an dem Tiere vorbeibewegt, so werden die Sehzellen in den Ocellen, deren Sehfelder er durchläuft, nacheinander gereizt, und je nach der Bewegungsrichtung ist die Auswahl und Reihenfolge der Einzelreize verschieden. So wird also ein Bewegungssehen möglich.

Wenn die Pigmentbecherocelle unter regelmäßiger Divergenz ihrer Achsen dicht stehen und sich ihre Sehfelder eng aneinander schließen, wie es bei den röhrenförmigen Ocellen an den Kiemenspitzen des Ringelwurms Branchiomma (Tafel 9) der Fall ist, werden schließlich die Anfänge eines Bildsehens möglich. Ein Gegenstand, der in dem Gesamtsehfeld liegt, wird nämlich die einzelnen Ocelle verschieden stark reizen, je nach der größeren oder geringeren Lichtstärke des Abschnittes, der das betreffende Sehfeld ausfüllt (Abb. 410). Die Kombination der Reize ist dann verschieden, entsprechend der ver-

schiedenen Gestalt der Gegenstände und der ungleichen Lichtstärke ihrer Teile. Je größer die Zahl der einzelnen Ocelle ist, je enger beschränkt ihre Sehfelder sind und je mehr sich diese nur berühren, aber nicht decken, um so mehr wird die Verschiedenheit der Gegenstände auch eine solche der Reizkombination im Gefolge haben, d. h. im Sinne menschlicher Sinnestätigkeit gesprochen, um so deutlicher wird das Bild des Gegenstandes wahrgenommen. Dieses Bildsehen, das durch Anhäufung zahlreicher Sehorgane mit engem Sehfeld und divergierenden Achsen zustande kommt, hat Johannes Müller, der es zuerst für das zusammengesetzte Auge der Gliederfüßler postuliert hat, als musivisches Sehen bezeichnet, weil der Gesamtreiz aus den die Einzelorgane treffenden Reizen sich zusammensetzt wie ein Mosaikbild (musivisches Bild) aus Steinchen.

Unter den gleichen Anordnungsverhältnissen, die ein musivisches Sehen gestatten, wird auch die Bewegung von Gegenständen in der Richtung auf den Sehapparat zu und von ihm fort verschiedene Reizerfolge hervorrufen. Ein beispielweise quadratischer Gegenstand, der sich in einer Entfernung von 1 cm vom Sehapparat mit seiner Breite über 10 Einzelsehfelder erstreckt im ganzen also etwa 100 Sehfelder einnimmt, wird in 2 cm Entfernung nur noch 5 Sehfelder in der Breite und 25 Sehfelder im ganzen ausfüllen und gar in 5 cm Abstand nur noch 2 Sehfelder in der Breite, 4 Sehfelder im ganzen. Die Zahl der erregten Pigmentbecherocelle und damit die Intensität des Gesamtreizes muß also zunehmen, wenn ein Gegenstand sich nähert, sie muß abnehmen, wenn er sich entfernt.

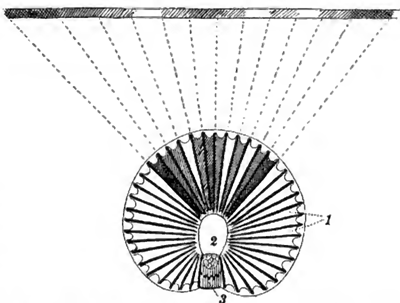


Abb. 410. Schematische Darstellung des musivischen Sehens am Querschnitt durch das Kiemenauge von Branchiomma.
1 Einzelaugen, bestehend aus einer Sehzelle, die in einer Pigmentröhre steckt. 2 Achsenstrang der Kieme, 3 Epithelzellen. Die punktierten Linien begrenzen die Sehfelder der Einzelaugen.

Um diese Auseinandersetzungen über die Leistungsfähigkeit der Pigmentbecherocelle noch durch ein paar Beispiele zu erläutern, wollen wir einige Reihen betrachten, in denen bei verwandten Tierformen durch verhältnismäßig geringe Abänderungen die Leistungsfähigkeit des Sehapparats sich in zunehmendem Maße steigert.

Bei den Seesternen, der einzigen Gruppe der Stachelhäuter, wo die Sehorgane genügend untersucht sind, stehen sie an der Spitze jedes Armes als ein kleines, pantoffelförmiges Polster, das durch seine rote Pigmentierung auffällt. Im einfachsten Falle, bei Astrospecten mülleri und pentacanthus M. T., stehen, gleichmäßig verteilt zwischen den Epithelzellen dieses Polsters, Sehzellen, die nicht ganz bis an die Oberfläche des Epithels reichen; sie tragen an ihrem freien Ende ein deutlich abgesetztes Stäbchen, und ihr basales Ende ist in eine Nervenfaser ausgezogen (Abb. 411 A). Das rote Pigment liegt in den Sehzellen, das Stäbchen ist frei davon. An der Grenze zwischen Sehzelle und Stäbchen setzt eine feine, der Epitheloberfläche parallele Membran an, die die Sehzellen miteinander verbindet. Die optische Isolierung wird nur durch die polster-

artige Wölbung des Sehepithels bedingt: die von rechts kommenden Strahlen treffen die am linken Abfall des Polsters stehenden Sehzellen nicht, und umgekehrt. Bei anderen Arten aber sind die Sehzellen nicht gleichmäßig über das Sehpolster verteilt, sondern sind zu Gruppen angehäuft: hier stehen sie so, daß sie eine fingerhutförmige Grube begrenzen, in die ihre rezipierenden Enden, die Stäbchen, hineinragen. Die optische Isolierung der Stäbchen geschieht durch das Pigment der Sehzellen selbst. So kommen Pigmentbecherocelle mit divergierenden Achsen zustande, und die Leistungsfähigkeit wird gesteigert, ohne daß dazu eine Vermehrung der Sehzellen notwendig wäre. Diesen Zustand zeigen die Sehorgane z. B. bei Astrospecten aurantiacus L. (Abb. 411 B). Die Menge des in die Ocelle gelangenden Lichtes kann noch dadurch vermehrt werden, daß die den Sehbecher umgebenden Epithelzellen über demselben eine Sammellinse abscheiden, wie wir das bei Asterias glacialis Müll. u. a. finden (C).

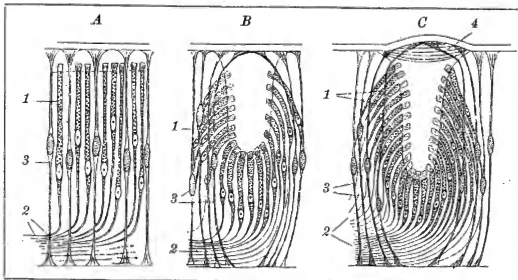


Abb. 411. Schematische Darstellung der Anordnung der Sehzellen bei verschiedenen Seesternen: *A* Astropecten mülleri, *B* Astropecten aurantiacus L., *C* Asterias glacialis Müll.
1 Sehzellen, pigmentiert, am freien Ende ein Stäbchen tragend, *2* deren Nervenfasern, *3* Stützzellen, *4* Linse. In Anlehnung an W. Pfeffer.

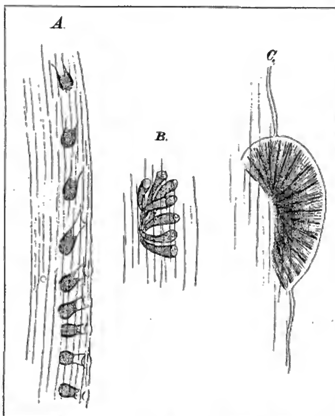


Abb. 412. Sehorgane auf den Kiemen von Ringelwürmern, *A* von Hypsicomus, *B* von Protula, *C* von Sabella.

Auf den Kiemen oder den Körperringeln mancher limivoren Ringelwürmer des Meeres begegnen uns einzelne epitheliale Sehzellen, mit einer röhrenförmigen Pigmenthülle umgeben. Die Pigmentröhre wird von Nachbarzellen gebildet und ist zwar am basalen Ende nicht völlig geschlossen, aber doch so verengert, daß sie funktionell einem Pigmentbecher gleichwertig ist. Die Sehzelle enthält in ihrer basalen Hälfte, ziemlich tief in der Pigmentröhre und daher optisch wirksam isoliert, einen Stiftchensaum, und ist gegen äußere Einwirkungen mechanischer und chemischer Natur durch eine dicke Kutikularplatte von Kegel- oder Halbkugelform geschützt, die wohl zugleich die parallel

der Becherachse auffallenden Strahlen auf dem Stiftchensaum vereinigt. Vereinzelt stehen diese Ocelle auf den Körperringeln von Myxicola; zu Gruppen vereinigt finden sie sich auf den Kiemen von Röhrenwürmern (Abb. 412). Es ist lehrreich, die verschiedenen Stufen der Gruppierung zu vergleichen: bei Hypsicomus (A) stehen auf jeder Kieme zwei lockre Gruppen von Ocellen; in jeder Gruppe sind die Achsen der Becher divergent, liegen aber in einer Ebene; enger wird der Verband der Ocelle in einer

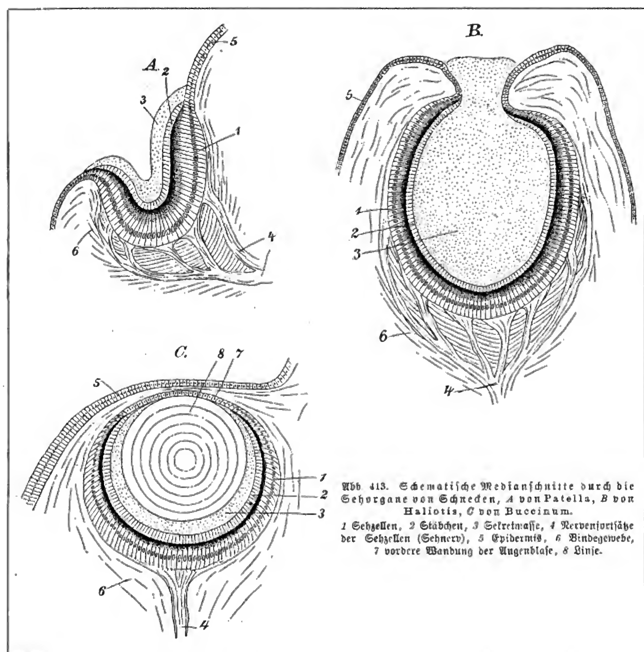


Abb. 413. Schematische Medianschnitte durch die Sehorgane von Schnecken, *A* von Patella, *B* von Haliotis, *C* von Buccinum.
1 Sehzellen, *2* Stäbchen, *3* Sekretmasse, *4* Nervenfortsätze der Sehzellen (Sehnerv), *5* Epidermis, *6* Bindegewebe, *7* vordere Wandung der Augenblase, *8* Linse.

Gruppe bei Protula (Taf. 9), wo die Achsen etwa von einem Punkt aus nach verschiedenen Richtungen des Raumes ausstrahlen (B). Bei Sabella (C) drängen sich die Ocelle so eng zusammen, daß zwischen ihnen keine Zellen mehr stehen; bei der pyramidenförmigen Gestalt der Einzelocelle kommt es dabei zu einer ganz regelmäßigen Divergenz der Achsen, und die Sehfelder schließen sich eng aneinander. Statt der zwei Ocellgruppen, wie man sie bei Sabella findet, steht bei Branchiomma jedesmal nur eine Ocellgruppe aus viel zahlreicheren Einzelocellen am Ende jeder Kieme (Abb. 410 und Tafel 9). Im Vergleich zu den isolierten Pigmentbecherocellen von Myxicola und den besprochenen

lockeren Gruppen haben wir hier einen Sehapparat von weit höherer Leistungsfähigkeit, der wahrscheinlich ein einfaches musivisches Bildsehen ermöglicht.

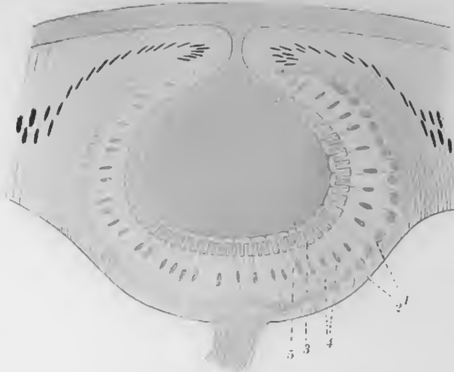


Abb. 414. Schematischer Medianschnitt durch das Auge eines Raubanneliden (Syllis); das Pigment in den Sehzellen ist fortgelassen.
1 Kerne der Sehzellen, 2 Nervenfortsätze dieser Zellen, 3 Stäbchen, 4 Kerne der Sekretzellen, 5 Sekretkörper (Linse).

Sehr häufig entsteht ein Pigmentbecherocell dadurch, daß ein Epithelbezirk, der zahlreiche epitheliale Sehzellen enthält, sich grubenförmig einsenkt. Die optische Isolierung geschieht durch das Pigment, das in dem eingesenkten Epithel enthalten ist, entweder in den Sehzellen oder in den dazwischen liegenden Epithelzellen oder in beiden. Die rezipierenden Enden der Sehzellen ragen über die Oberfläche des Epithels hinaus in die Grube und werden gegen Einwirkung mechanischer Reize durch die Versenkung, gegen solche von seiten chemischer Reize durch ein Sekret geschützt, das von den zwischenstehenden indifferenten Epithelzellen, den sogenannten Stützzellen, abgesondert wird. Solche grubenförmigen epithelialen Pigmentbecherocelle sind bei Weichtieren und Ringelwürmern nicht selten; sie kommen bei manchen Arten der Feilenmuschel (Lima) am Mantelrande, bei der Napfschnecke (Patella, Abb. 413 A) auf den Fühlern vor, und unter den Ringelwürmern sind es besonders festsitzende und wenig bewegliche Formen, wie Spirographis (Taf. 9), Ranzania, Siphonostoma, die an ihrem Kopfende solche Sehbecher tragen. Wenn die Grube sich vertieft und ihre Mündung enger wird, wie bei der Meerohrschnecke (Haliotis, Abb. 413 B) oder dem Raubringelwurm Syllis (Abb. 414), so wird sie von dem Sekret der Zwischenzellen ganz ausgefüllt, und wenn sich vollends die Öffnung der Grube unter Verschmelzung ihrer Ränder schließt, so entsteht eine Blase, die mit Sekret erfüllt und deren proximale Wand von einem Sehepithel bekleidet ist,

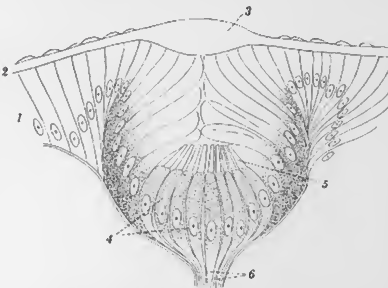


Abb. 415. Schnitt durch den Linsenocell einer jungen Larve des Schwimmkäfers Dytiscus.
1 Epidermis, 2 Kutikula, 3 Linse, 4 Sehzellen mit Stäbchen 5 und Nervenfortsätzen 6. Nach Grenacher.

wie bei Buccinum (Abb. 413 C) unter den Schnecken und bei Nereïs unter den Raubringelwürmern. Das Sekret in diesen gruben- und blasenförmigen Sehorganen besitzt eine starke Lichtbrechung, und da es, wenn es die Grube oder Blase füllt, meist eine gewölbte Oberfläche hat, so wirkt es als Sammellinse und macht die einander parallel oder wenig divergent auffallenden Strahlen konvergent, so daß sie nur einen beschränkten Bezirk des Sehepithels treffen. Es kann sich aber auch, wie bei den meisten Schnecken (Abb. 413 C, 8) oder bei dem Ringelwurm Alciope (Abb. 405), eine kugelförmige Linse innerhalb der Sekretmasse differenzieren: so werden aus Pigmentbecherocellen Linsenaugen. In anderer Weise entstehen die Linsen bei den Tintenfischen, den Wirbeltieren, den Gliederfüßlern; bei den letzteren bildet sie sich durch Verdickung der Körperkutikula über dem eingestülpten Sehepithel, eine Entstehung, deren einfachster Ablauf sich aus den Linsenocellen der Larve des Schwimmkäfers Dytiscus (Abb. 415) leicht herauslesen läßt.

Die Leistungen der Linsenaugen können auf zweierlei Weise gesteigert werden: entweder wird das Einzelorgan vervollkommnet durch Vergrößerung des ganzen Auges, Vermehrung der Sehzellen, durch Akkomodationsfähigkeit der Linse, durch Hinzutreten von Hilfsapparaten, die den Lichtzutritt regulieren und das Auge bewegen: so besonders in den Augen der Tintenfische und Wirbeltiere, oder es wird die Zahl der Einzelorgane vermehrt und zu musivischem Zusammenwirken angehäuft, in derselben Weise, wie das für die Pigmentbecherocelle geschildert wurde: so kommen die gehäuften und zusammengesetzten Augen der Tausendfüßer, Krebse und Insekten zustande.

c) Die optische Isolierung durch Linsen.

Mit der Linse tritt neben dem Pigment ein neues Mittel der optischen Isolierung auf. Eine Linse ist ein von zwei kugelförmig oder parabolisch gekrümmten Flächen begrenzter Körper, der aus stark lichtbrechender Substanz besteht. Je nachdem die Flächen gewölbt oder ausgehöhlt sind, wirkt eine Linse so, daß sie das von einem Punkte auf sie auffallende Licht sammelt oder zerstreut. In den Sehorganen der Tiere kommen nur Sammellinsen vor. Ihre Aufgabe ist, die von einem leuchtenden Punkte ausgehenden parallelen oder wenig divergenten Strahlen, die auf ihre Vorderfläche fallen, in der Weise konvergent zu machen, daß sie sich in einem Punkte hinter der Linse treffen, am besten in einem Punkte des lichtrezipierenden Epithels, das hinter der Linse liegt; damit entsteht ein Bild des leuchtenden Punktes auf dem Sehepithel. Von mehreren leuchtenden Punkten, die einen leuchtenden Gegenstand vor der Linse zusammensetzen, wird eine entsprechende Anzahl von Bildpunkten in ähnlicher, aber umgekehrter gegenseitiger Anordnung hinter der Linse entworfen: es entsteht ein umgekehrtes Bild des leuchtenden Gegenstandes hinter der Linse. Die Linse bewirkt also, daß ein Strahlenbüschel, das von einem in bestimmter Richtung vor dem Auge gelegenen Punkte ausgeht, sich auf einer bestimmten Sehzelle vereinigt, zu anderen Sehzellen aber nicht gelangt, daß also eine bestimmte Sehzelle oder ein Bezirk von solchen nur von Strahlen getroffen wird, die aus ganz bestimmter Richtung auf die Linse auffallen; jeder Sehzelle des Sehepithels ist eine bestimmte Richtung zugeordnet. Die Linse isoliert die Sehzellen optisch, genau wie das Pigment in den Pigmentbecherocellen, und die Gesamtwirkung ist, wie bei dichtstehenden Pigmentbecherocellen mit divergenten Achsen, ein Bildsehen; aber während hier nur wenige Strahlen gleicher Herkunft, im günstigsten Falle so viele als die enge Pigmentbecheröffnung durchläßt, zu der Sehzelle gelangen, wird sie dort von so vielen Strahlen getroffen, als auf die Oberfläche der Linse fallen: die Linsenaugen sind also viel licht-

stärker als die aus Pigmentbecherocellen zusammengesetzten Sehapparate. — Die Wirkung der durch die Linse vereinigten Strahlen auf das Sehepithel ist am größten, wenn keine anderen Strahlen zu dem Epithel gelangen können, als die durch die Linse hindurchgehenden. Daher finden wir die Linse überall in Verbindung mit dem anderen Isolierungsmittel, dem Pigment: die Linsenaugen stellen dunkle Räume dar, in die das Licht nur durch die Linse gelangen kann. Es ist das gleiche Prinzip der Camera obscura, das dem Bau unserer photographischen Apparate zugrunde liegt: hier entwirft die Linse das Bild der Gegenstände auf der Mattscheibe oder auf der „lichtempfindlichen" photographischen Platte, dort auf der lichtrezipierenden Fläche des Sinnesepithels.

Um die Funktionsweise der Linsenaugen recht beurteilen zu können, ist es notwendig, einige Eigentümlichkeiten der Linsen ins Gedächtnis zu rufen. Dabei werden am einfachsten bikonvexe Linsen mit gleichstarker Wölbung ihrer beiden Grenzflächen der Betrachtung zugrunde gelegt. Der Punkt, in dem sich die parallel der Linsenachse auf die Vorderfläche der Linse auffallenden Strahlen hinter ihr vereinigen, heißt der hintere Brennpunkt der Linse, sein Abstand vom Linsenmittelpunkt die Brennweite. Die Entfernung des Brennpunktes von der Linse, d. i. die stärkere oder schwächere Brechung der Strahlen, wird durch die Brechkraft der Linse bestimmt, und diese hängt wiederum von zwei Momenten ab, vom Stoff und von der Form der Linse. Die Winkelablenkung, die ein Lichtstrahl erleidet, wenn er aus einem optisch weniger dichten in einen optisch dichteren Stoff, bei ebener Grenzwand zwischen beiden, übertritt, bildet die Grundlage für die Berechnung des Brechungsexponenten für den einen Stoff im Verhältnis zum anderen; kennt man von zwei Stoffen, z. B. Glas und Wasser, den Brechungsexponenten im Verhältnis zur Luft, so kann man daraus den von Glas im Verhältnis zum Wasser oder umgekehrt leicht berechnen. Je größer der Brechungsexponent des Stoffes ist, aus dem eine Linse besteht, um so größer ist bei gleichbleibender Form ihre Brechkraft. Die Form der Linse ist insofern für die Brechkraft maßgebend, als eine stärker gewölbte Linse größere Brechkraft besitzt als eine flachere. Da Wasser optisch dichter ist als Luft, so hat dieselbe Linse im Wasser eine geringere Brechkraft als in der Luft; denn der Brechungsexponent ihres Stoffes ist im Verhältnis zum Wasser kleiner als im Verhältnis zur Luft. Daher muß die Linse eines Fischauges (Abb. 427) bei gleicher stofflicher Beschaffenheit stärker gewölbt sein als die eines gleich großen Auges eines Landwirbeltieres (Abb. 430), wenn sie das gleiche an Strahlenbrechung leistet. Sie ist in der Tat nicht bloß viel stärker gewölbt, sondern besteht auch noch aus stärker brechender Substanz.

Wenn der lichtausstrahlende Gegenstand so weit von der Linse entfernt ist, daß die Strahlen, die von einem Punkte desselben auf die Vorderfläche der Linse fallen, als parallel angesehen werden können — bei einem Auge von der Größe des menschlichen beträgt diese Entfernung etwa 60 m, bei kleineren Augen ist sie geringer — so fällt sein Bild in die Ebene des Brennpunktes der Linse. Ferner gibt es eine Stellung, wobei der Gegenstand ebenso weit von der Linse abliegt wie sein Bild nach der anderen Seite: die Entfernung des Gegenstandes wie des Bildes vom Linsenmittelpunkt beträgt dann das Doppelte der Brennweite. Nähert sich also z. B. einer Linse mit einer Brennweite von 2 cm ein Gegenstand aus größerer Entfernung, etwa 3 m, bis auf 4 cm, also bis zur doppelten Brennweite, so macht sein Bild nur einen Weg von 2 cm in der gleichen Richtung, und zwar verschiebt es sich um so schneller, je näher der Gegenstand herankommt. Rückt jedoch der Gegenstand noch dichter an die Linse heran, so muß sich das

Bild außerordentlich schnell von der Linse entfernen. Wenn also bei einem Linsenauge die Brechkraft der Linse derart ist, daß von einem 1 m entfernten Gegenstande ein scharfes Bild auf der lichtrezipierenden Netzhautfläche entworfen wird, so muß dies Bild undeutlich werden, sowohl wenn der Gegenstand sich nähert, als auch wenn er sich entfernt; im ersteren Falle würde das scharfe Bild hinter die rezipierende Fläche fallen, bei größerer Entfernung dagegen vor dieselbe. Einer Sehzelle, die hinter der Linse liegt, ist daher nicht nur eine bestimmte Richtung, sondern auch eine bestimmte Entfernung zugeordnet, in der ein Punkt liegen muß, damit ein scharfes Bild von ihm auf dieser Zelle entsteht. Da das rezipierende Element der Zelle aber nicht punktförmig auf die Ebene beschränkt ist, sondern sich in der Richtung gegen die Linse ausdehnt, so ist auch seine Entfernung nicht eine eng begrenzte, sondern wir können von einer Entfernungszone sprechen, die der Sehzelle zugeordnet ist. Die Entfernungszonen der einzelnen Sehzellen reihen sich nebeneinander zur Entfernungszone des gesamten Sehepithels, der Netzhaut oder Retina.

Für diese Auseinandersetzung läßt sich kaum eine passendere Illustration finden als die Stirnocelle mancher Fliegen, speziell der Schwebfliege Helophilus (Abb. 416). Die Retina zerfällt hier in zwei Abschnitte, in deren einem die Sehzellen mit ihren lichtrezipierenden Elementen der Linse dicht anliegen, während sie im anderen von ihr durch einen größeren Zwischenraum getrennt sind. Offenbar sind jene Sehzellen auf fernere, diese auf nähere Gegenstände eingestellt. Da sich nun das Bild fernerer Gegenstände, die sich auf das Auge zu bewegen, viel weniger verschiebt als dasjenige naher, so erstrecken sich die rezipierenden Elemente der Sehzellen im ersten Abschnitte der Retina sehr wenig in die Tiefe, im letzteren dagegen bilden sie „Stäbchen“ von ziemlicher Länge.

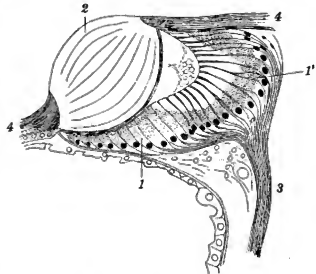


Abb. 416. Stirnocell einer Schwebfliege (Helophilus).

1 Sehzellen mit kurzen Stäbchen, die der Linse dicht anliegen, 1' solche mit langen Stäbchen, die durch einen Abstand von der Linse getrennt sind, 2 Linse, 3 Sehnerv, 4 Körperkutikula, pigmentiert. Das Pigment in den Sehzellen ist durch Punkte wiedergegeben.

Es gibt nun Augen, bei denen die zugeordnete Entfernungszone verschoben, entweder dem Auge genähert oder von ihm entfernt werden kann: das Auge kann daher auf seiner Retina je nach seiner Einstellung scharfe Bilder von verschieden entfernten Gegenständen auffangen. Diese Änderung der Einstellung heißt Akkomodation. Die Akkomodation ist in bestimmter Weise beschränkt: wenn ein Gegenstand dem Auge zu nahe kommt, beim normalen Menschenauge, z. B. näher als 13,5 cm, dann verschiebt sich sein Bild um einen so großen Betrag, daß es durch die möglichen Veränderungen der Einstellung des Auges nicht mehr auf die Netzhaut gebracht werden kann.

Eine Akkomodation ist auf doppelte Weise denkbar: entweder wird die Entfernung der lichtrezipierenden Fläche von der Linse verändert, oder es wird die Brechkraft der Linse verändert. Beides findet sich verwirklicht. Durch Verschiebung der lichtrezipierenden Fläche gegen die Linse geschieht die Akkomodation bei Tintenfischen, Fischen und wahrscheinlich bei der Ringelwurmfamilie der Alciopiden: für nahe Gegenstände muß dann der Abstand der Linse von der Netzhaut größer sein als für entferntere; es ist die gleiche Art, wie man den photographischen Apparat einstellt. Die Brechkraft der Linse kann

natürlich nur durch eine Änderung der Linsenform beeinflußt werden, da eine Änderung des Stoffes der Linse sich nicht bewerkstelligen läßt: für nahe Gegenstände wird die Linse stärker gewölbt als für ferne. Auf diese Weise geschieht die Akkomodation bei Vögeln und Säugern.


Abb. 417
Kopf von Macrurus fasciatus Gthr.

Die Linsen in tierischen Augen entsprechen meist den optischen Erfordernissen nicht so genau, daß alle von einem leuchtenden Punkte auf die Vorderfläche der Linse fallenden Strahlen genau in einem Punkt vereinigt werden. Meist geschieht das nur mit den Strahlen, die auf den mittleren Bezirk der Vorderfläche auftreffen; die übrigen Strahlen vereinigen sich weiter hinten. Wird das Strahlenbündel in der Ebene aufgefangen, in die der Vereinigungspunkt der mittleren Strahlen fällt, so bilden die Randstrahlen einen „Zerstreuungskreis" um diesen Punkt und machen damit das Bild des Objektpunktes undeutlich. Dem kann abgeholfen werden, wenn durch einen vorgestellten, in der Mitte durchbohrten Schirm die seitlichen Strahlen abgefangen und nur die mittleren durchgelassen werden: eine solche Schirmbildung ist in Linsenaugen oft vorhanden; es ist die Iris; sie läßt nur die Lichtstrahlen in das Auge gelangen, die ihren Weg durch das Sehloch, die Pupille, nehmen. Die Ablenkung der Randstrahlen kann bei reicher Lichtmenge geschehen, ohne daß die Helligkeit des Bildes notleidet. Wo jedoch nur wenig Licht vorhanden ist, würde das Bild hierdurch zu lichtschwach werden; größere Lichtstärke wird dann erreicht auf Kosten der Schärfe des Bildes. Das Loch der Iris, die Pupille, verengt sich aber beim Wirbeltier- und Tintenfischauge im Hellen, es erweitert sich im Dunkeln. Wasser absorbiert viele Lichtstrahlen und läßt weniger Licht durch als Luft. Daher ist bei den Fischen, deren Wohnplatz lichtarm ist, die Linse meist mit ihrer ganzen Oberfläche dem Licht ausgesetzt; hier wird auch, wegen des vorzüglichen optischen Baues der Linse, eine Abblendung der Rand-

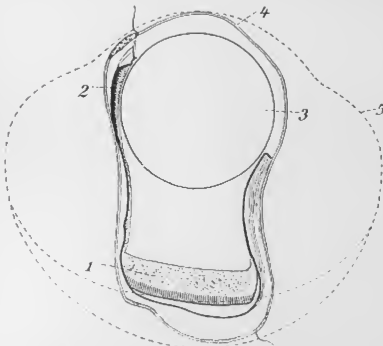


Abb. 418. Medianschnitt durch das Teleskopauge eines Tiefseefisches (Argyropelecus), in den Umriß eines normalen Fischauges (5) eingezeichnet.
1 Netzhaut, 2 Nebennetzhaut, 3 Linse, 4 Hornhaut. Nach W. Franz.

strahlen weit weniger nötig. Wenn der Mangel an Licht noch größer wird, so muß die lichteinlassende Oberfläche der Linse und damit die Linse selbst vergrößert werden; das hat aber zur Folge, daß ihre Flächen weniger stark gewölbt sind, also ihre absolute Brechkraft abnimmt. Es muß daher auch das lichtrezipierende Epithel, die Netzhaut, weiter von der Linse abgerückt werden. So kommt es, daß bei vielen Tieren, die in dunkler Umgebung leben, die gesamten Maßverhältnisse des Auges vergrößert werden, wie bei dem nächtlich lebenden Gespenstermaki (Tarsius spectrum Geoffr., Tafel 15) oder dem Tiefseefisch Macrurus (Abb. 417). Bei kleinen Tieren ist jedoch häufig der Raum zu solch einer allgemeinen Vergrößerung des Auges nicht vorhanden; dann bleibt die Netzhaut auf den mittleren Teil der hinteren Augenwand beschränkt und es wird ihr Abstand von der vergrößerten Linse den Erfordernissen entsprechend vermehrt: es entstehen die langgezogenen sogenannten Teleskopaugen. Ein solches Auge bildet also

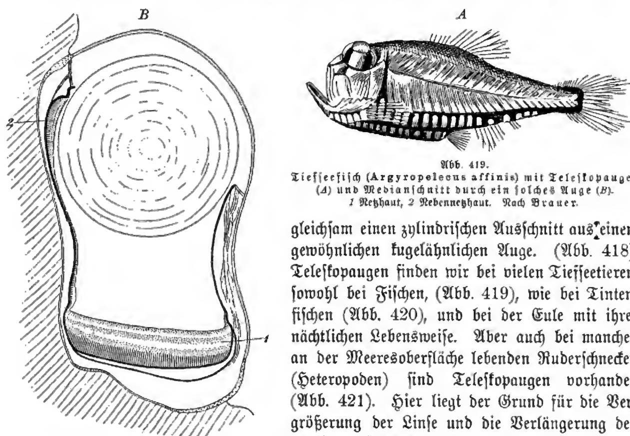


Abb. 419.
Tiefseefisch (*Argyropelecus affinis*) mit Teleskopaugen (*A*) und Medianschnitt durch ein solches Auge (*B*).
1 Netzhaut, *2* Nebennetzhaut. Nach Brauer.

gleichsam einen zylindrischen Ausschnitt aus einem gewöhnlichen kugelähnlichen Auge. (Abb. 418). Teleskopaugen finden wir bei vielen Tiefseetieren, sowohl bei Fischen, (Abb. 419), wie bei Tintenfischen (Abb. 420), und bei der Eule mit ihrer nächtlichen Lebensweise. Aber auch bei manchen an der Meeresoberfläche lebenden Ruderschnecken (Heteropoden) sind Teleskopaugen vorhanden (Abb. 421). Hier liegt der Grund für die Vergrößerung der Linse und die Verlängerung des Netzhautabstandes ebenfalls in dem stärkeren Belichtungsbedürfnis der Netzhaut; aber dieses entsteht nicht durch Mangel an Licht in der Umgebung; vielmehr kann durch Pigmentlücken („Fenster") in der Augenwand Nebenlicht in das Augeninnere eintreten, und dadurch würden nicht genügend lichtstarke Bilder auf der Netzhaut wirkungslos werden. Die „Fenster" aber dienen zur Erweiterung des Sehgebietes; die durch sie eintretenden Strahlen reizen die außerhalb der Netzhaut im Augeninnern gelegenen sogenannten Nebensehzellen.

Die Leistungsfähigkeit der einfachsten Linsenaugen ist nur gering. Für eine wirksame Bildrezeption ist die Zahl ihrer Sehzellen vielfach zu klein: wenn Pleurobranchus aurantiacus Risso nur 8—10, unsere Helixarten vielleicht einige Hundert Sehzellen in einem Auge besitzen, so ist davon kein großer Erfolg zu erwarten. Für das Richtungssehen aber sind sie besser geeignet als die Pigmentbecherocelle. Bei diesen muß die Schärfe des Richtungssehens mit der Vergrößerung des Sehfeldes notleiden; bei den Linsenaugen geschieht das nicht dank der Lichtsonderung durch die Linse. Akkomodation jedoch,

die erst das Bildsehen auf eine höhere Stufe hebt, findet sich nur bei wenigen Wirbellosen: nur für die Tintenfische ist sie sicher nachgewiesen; vielleicht aber kommt sie auch den Augen der Alciopiden (Abb. 405) und der Kammuscheln (Pecten) zu. So haben denn auch Versuche mit der Weinbergschnecke und einer unserer Nacktschnecken (Limax maximus L.) gezeigt, daß die Leistungen ihrer Augen sehr gering sind: ein Stück Käse wird von der Weinbergschnecke auf ganz nahe Entfernung nicht erkannt, wenn ein Glasplättchen davor steht, das den Geruch abhält; ebenso geht es dem Limax mit seiner Lieblingsspeise, dem Pilz Peziza. Vor einem Hindernis macht die Schnecke erst Halt, wenn es nur noch 2 mm von ihren Augen entfernt ist.

Für die Beurteilung der Leistungen, die den Sehorganen obliegen, ist es nicht unwichtig, daß die beweglicheren Tiere innerhalb eines Verwandtschaftskreises meist



Abb. 420. Tiefseetintenfisch (Amphitretus) mit Teleskopaugen (A) und Medianschnitt durch ein solches (B). 1 Sehzellen und 2 deren Stäbchen, 7 Linse, 8 sog. Corpus epitheliale, 10 Iris, 13 Sehganglion. Nach Chun.

auch die am höchsten ausgebildeten Augen haben. Bei den Ringelwürmern finden wir Pigmentbecherocelle und ihre Anhäufungen meist bei den festsitzenden Kiemenwürmern und den langsam beweglichen sogenannten Limivoren. Die Raubanneliden haben meist Linsenaugen. Bei den Neröisarten, wo innerhalb der gleichen Art kriechende und freischwimmende (atoke und epitoke, vgl. S. 512) Zustände vorkommen, besitzen letztere die größeren Augen. Am höchsten ausgebildet sind die Augen bei den pelagisch lebenden Alciopiden (Abb. 422),

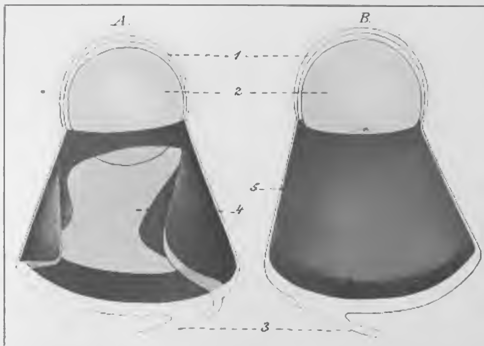
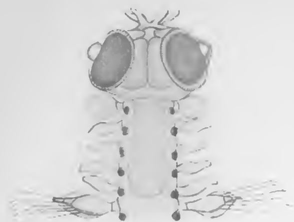


Abb. 421. Rechtes Auge der Schwimmschnecke Carinaria mediterranea Pér. Les. A von der dorsalen, B von der ventralen Seite gesehen. 1 sog. Cornea, 2 Linse, 3 Sehnerv, 4 „Fenster", 5 Stellen, wo die Nebensehzellen stehen.

wo sie am Kopf mächtig vorspringen. — In der Reihe der Weichtiere haben die Muscheln meist wenig ausgebildete Augen, mit Ausnahme der Kammuscheln, bei denen kleinere Individuen unter Auf- und Zuklappen ihrer Schalen lebhaft im Wasser schwimmen können und dadurch selbst viele Schnecken an Beweglichkeit übertreffen; die Kammuscheln besitzen Linsenaugen von wunderbar hoher Ausgestaltung, die wahrscheinlich eine Akkomodation gestatten. Unter den Schnecken haben die trägen Napfschnecken (Patella und Capulus) und die pflanzenfressenden Meeresnacktschnecken weniger leistungsfähige Sehorgane als die großen, vom Raub lebenden Vorderkiemer. Während die passiv im Wasser treibenden Pteropoden schlecht mit Sehorganen ausgerüstet sind, besitzen die kräftig schwimmenden Ruderschnecken (Heteropoden, Abb. 115, S. 119) sehr große Augen, deren wir schon oben gedachten. Am höchsten jedoch sind im Kreise der Weichtiere die Augen bei den hochentwickelten und in der verschiedensten Weise beweglichen Tintenfischen (Tafel 3) ausgebildet.


Abb. 422. Kopf und vorderer Körperabschnitt von Vanadis ornata Greeff.

In ihrer Entwicklung wiederholen die Augen der Tintenfische den Zustand einer einfachen Epitheleinsenkung, die sich dann blasenartig abschnürt. So sind jetzt noch die Augen der altertümlichen vierkiemigen Tintenfischform, des Nautilus, beschaffen, der als letzter Rest eines einst blühenden Geschlechtes noch im Indischen Ozean lebt: sie sind einfach weite, bis auf eine enge Öffnung von der Außenwelt abgeschnürte Gruben ohne Linse, aber mit sehr entwickelter, sehzellenreicher Netzhaut Daß durch die enge Öffnung umgekehrte Bilder äußerer Gegenstände auf dem Augenhintergrunde entworfen werden, wie das nach einem einfachen physikalischen Versuch möglich ist, dürfte nur beim Aufenthalt des Tieres in der Lichtfülle der oberflächlichen Wasserschichten möglich sein; bei seinem gewöhnlichen Aufenthalt in der Tiefe dürfte jedoch hierfür zu wenig Licht vorhanden sein und das Auge nicht mehr als ein ausgiebiges Richtungssehen leisten. Das Auge der zweikiemigen Tintenfische (Abb. 423) entwickelt sich in der Weise weiter, daß sich um die Vorderwand der Augenblase eine große Linse bildet; sie besteht aus zwei Hälften, die durch die dünne Vorderwand getrennt werden; die Epithelzellen des sogenannten Corpus epitheliale (8), die ihren Mutter-

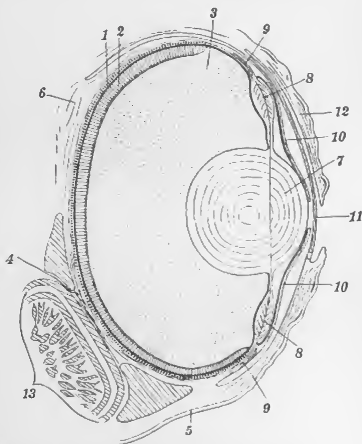


Abb. 423. Medianschnitt durch das Auge von Sepiola 1 Sehzellen, 2 deren Stäbchen. an der Grenze zwischen beider. eine Pigmentschicht, 3 „Glaskörper", 4 Kreuzung der Sehnervenfasern, die zum Sehganglion (13) ziehen, 5 Epidermis, 6 Bindegewebige Hülle, 7 Linse (zweiteilig), 8 Corpus epitheliale Mutterboden der Linse, 9 Langerscher Muskel, 10 Iris, 11 Cornea, 12 Augenlidfalte.

boden ausmachen, scheiden jede eine mehr oder weniger lange Linsenfaser aus, und diese bilden, sich übereinander lagernd, den Linsenkern und bewirken das weitere Wachstum der Linse. Die den Augenraum füllende Sekretmasse, der sogenannte Glaskörper, stammt von den keine Sehzellen enthaltenden Abschnitten der Augenwand. Die Netzhaut wird außen durch eine knorpelartige Stützplatte, die Sklera, gestützt und gefestigt. Die von den Sehzellen kommenden Nervenfasern führen nicht unmittelbar zum Gehirn, sondern treten, nach vorheriger Kreuzung, in ein Sehganglion ein. Vor der Linse wird durch eine ringförmige Hautfalte eine Blendung oder Iris gebildet, die in der Mitte eine längliche Pupille offen läßt und unter dem Einfluß hellen Lichtes verengert, in der Dunkelheit erweitert werden kann. Eine zweite durchsichtige Hautfalte, die sich außen über die Iris legt und nach Analogie des Wirbeltierauges als Hornhaut, Cornea, bezeichnet wird, wölbt sich als Schutzapparat über das Auge und trennt eine vordere Augenkammer ab; sie kommt bei vielen Formen vor, während sie anderen (Abb. 420) fehlt.

Die Augen der Tintenfische sind im Verhältnis zum Körper sehr groß, oft riesig; ihr Gewicht beträgt zwischen $^1/_2$ und 25 % des Körpergewichts; nur die größten Vogelaugen haben annähernd ähnliche Größe, wie kleine Tintenfischaugen: die Augen der Rauchschwalbe wiegen 3,3 %, die des Menschen dagegen nur $^1/_{40}$ % des Körpergewichts. Auch die absolut größten Augen sind bei den Tintenfischen gefunden: an einem Tintenfisch, der 1875 an der Küste von Irland strandete und dessen Arme 10 m lang waren, hatten die Augen einen Durchmesser von 37 cm. Dabei ist der Bau der Netzhaut überaus fein und die Stäbchen stehen sehr dicht: bei Loligo kommen auf 1 mm² etwa 100 000 Stäbchen; bei Sepia, wo die Stäbchen im allgemeinen weniger dicht stehen (nur 40 000 auf 1 mm²), ist die Mitte der Netzhaut von einem mehrere mm breiten „Streifen deutlichsten Sehens" durchzogen, in dem 107 000 Stäbchen auf 1 mm² stehen. Auch akkomodationsfähig ist das Tintenfischauge: im ruhenden Zustande ist es nach den Untersuchungen von Heß für die Ferne eingestellt. Die Zusammenziehung eines radiär zur Linse verlaufenden Muskels, des sog. Langerschen Muskels, bewirkt eine Oberflächenverkleinerung der Augenhüllen und damit eine Steigerung des Druckes im Augeninnern; dadurch wird der vordere Augenabschnitt mit der Linse nach vorn gedrängt und ihr Abstand von den recipierenden Elementen der Netzhaut erhöht, wodurch also eine Einstellung für nahe Gegenstände zustande kommt. Diese Augen dürften gar manche Wirbeltieraugen an Leistungsfähigkeit übertreffen. Freilich ist ihre Beweglichkeit nur gering, aber immerhin wird dieser Nachteil einigermaßen dadurch ausgeglichen, daß durch einseitige Zusammenziehung des Langerschen Muskels die Linsenachse verschiedene Richtung annehmen kann. Wie hoch die Leistungen des Auges sein müssen, läßt sich nach folgendem Beispiel beurteilen: ein Octopus wurde beobachtet, wie er einen Stein zwischen die Schalen einer sich öffnenden Steckmuschel (Pinna) einschob, um ein Schließen derselben zu verhindern und so das Tier herausfressen zu können. Es ist zu einer solchen Handlung ein gutes Teil „Augenmaß" notwendig.

Die Augen sind für die Tintenfische das höchst entwickelte Sinnesorgan, sie bilden ihr Hauptorgan für die Orientierung. Die anderen Sinnesorgane, besonders die des chemischen Sinnes, treten ganz dagegen zurück und reichen für sich allein nicht zur Orientierung des Tieres aus. Damit mag es zusammenhängen, daß man blinde Tintenfische mit zurückgebildeten Augen nicht kennt, auch nicht in Meereshöhlen oder in den Finsternissen der Tiefsee, ähnlich wie es keine blinden Vögel gibt, während bei vielen Arten von Fischen (z. B. Myxine, Typhlichthys u. a.), Amphibien (Proteus, Gymnophionen)

Reptilien (Typhlops) und Säugern (Maulwurf, Blindmoll u. a.), die im Dunkeln leben, die Augen zurückgebildet sind und durch erhöhte Schärfe der anderen Sinne ersetzt werden.

6. Besonderheiten des Wirbeltierauges.

Die Augen der Wirbeltiere sind denen der Tintenfische äußerlich in so wunderbarer Weise ähnlich, daß ein englischer Anatom, Mivart, gegen die Abstammungslehre geltend machte, so ähnliche Organe könnten sich nicht ohne nähere Verwandtschaft zweier Tiergruppen, unabhängig voneinander, bei ihnen gebildet haben. Wie dieses, ist das Wirbeltierauge ein Linsenauge, dessen Netzhaut etwa drei Viertel einer Kugel bildet und von einer widerstandsfähigen Sklera gestützt wird; die Linse wird etwa an ihrem Äquator von ihrem Tragapparat umfaßt; vor der Linse eine Iris mit erweiterungsfähiger Pupille und eine gewölbte durchsichtige Hornhaut. Aber bei dieser äußeren Ähnlichkeit muß uns fast noch mehr die Grundverschiedenheit in Erstaunen setzen, die sich bei genauer Untersuchung des histologischen Aufbaus, besonders der Netzhaut und der Linse, und bei Kenntnis der Entwicklungsgeschichte ergibt.

Während das Tintenfischauge wie die Sehorgane anderer Mollusken als Einstülpung der äußeren Haut entsteht, bildet sich beim Auge der Wirbeltiere nur Hornhaut und Linse von der Epidermis aus, der lichtrezipierende Apparat aber, die Netzhaut, entsteht durch Ausstülpung eines Teiles der Vorderhirnwandung. Schon auf ganz früher Embryonalstufe kann man auf der noch weit offenen Anlage des Hirnrohres die Bezirke als seichte Einsenkungen erkennen, aus denen später dieser Abschnitt des Auges hervorgeht. Wenn das vordere Ende der Rückenrinne zum Hirnrohr geschlossen ist, stülpen sich diese Bezirke als flache Blasen nach außen vor und bleiben dabei durch einen Stil mit dem Gehirn in Verbindung (Abb. 468); der Stil sitzt der Blase nicht in der Mitte, sondern am ventralen Rande an. Die Blase wächst, bis sie der Epidermis des Kopfes dicht anliegt. Die einzelnen Abschnitte der Augenblase wachsen nicht gleich stark; da, wo der Stil ventral mit der äußeren Blasenwand zusammenhängt, ist das Wachstum am geringsten: die Blase verliert dabei ihr Lumen und bildet sich zu dem doppelwandigen Augenbecher um, dessen Becherfuß durch den Stil der Augenblase gebildet wird, und dessen Wand auf der Ventralseite einen Spalt hat (Abb. 424). Die äußere Wand (*1*) der Augenblase, die der Epidermis zugekehrt war, wird zur inneren Auskleidung des Augenbechers und behält eine stattliche Dicke: sie heißt Netzhautblatt. Die innere Wand (*2*) der Augenblase, die dem Gehirn zugekehrt war, bildet einen Überzug über jene auf der konvexen Seite; sie besteht nur aus einer dünnen Epithellage und wird zum Pigmentepithel der Netzhaut. Der ventrale Augenspalt schließt sich im weiteren Verlauf durch Verwachsen seiner Ränder. Inzwischen hat die Berührung der Augenblase mit der Epidermis in dieser letzteren einen Vorgang ausgelöst, der zur Linsenbildung führt. Der Epidermisbezirk, der der Augenblase benachbart ist, bekommt ein lebhafteres Wachstum: er verdickt sich, stülpt sich dann zu einer Grube ein, die sich mehr und mehr schließt, und endlich, wie bei der Abschnürung von grubenförmigen zu blasenförmigen Sehorganen, sich von der Epidermis ablöst; das ist die Linsenblase (*6*). Damit sind die Hauptteile gegeben; ihre Umwandlung führt zum fertigen Auge.

Die Epidermis, die sich über der Linsenblase wieder zu einer einheitlichen Schicht geschlossen hat, wird samt der zugehörigen Kutis zur Hornhaut. Die Linsenblase wird zur Linse: der Kern des Linsenkörpers entsteht dabei aus der proximalen, der Netzhaut

zugekehrten Wand der Blase, indem die Zellen sich in die Länge strecken und, manchmal unter Verhornung, zu Linsenfasern werden; die distale Wand wird zum Linsenepithel, das auch die fertige Linse auf ihrer der Hornhaut zugewandten Fläche überzieht. Das Wachstum der Linse geschieht von den äquatorialen Zellbezirken der Linsenblase aus: hier geht eine starke Zellvermehrung vor sich, und auch diese Zellen strecken sich und werden zu Linsenfasern, die sich dem anfänglichen Linsenkern auflagern. — Dem Augenbecher lagert sich das umgebende Bindegewebe auf und wird zur Aderhaut (Chorioidea) und Sklera. Zwischen Hornhaut und Linse schwindet das Bindegewebe, und es entsteht ein mit Flüssigkeit gefüllter Raum, die vordere Augenkammer. Der Rand des Augenbechers wächst zwischen Hornhaut und Linse vor und wird mit dem aufliegenden Bindegewebe zur Iris: das Sehloch ist also die verengerte Öffnung des doppelwandigen Augenbechers. Etwas vom Irisrande entfernt entsteht eine Ringfalte der Becherwand, die sich im Umkreis der Linse gegen diese vorwölbt; es ist das Tragegerüst der Linse, der Ciliarkörper. Die Epithelzellen, die diesen überziehen, sondern feine Fasern ab, die sich der Linse in deren Äquator anheften: so entsteht das Aufhängeband der Linse, das sogenannte Strahlenbändchen.

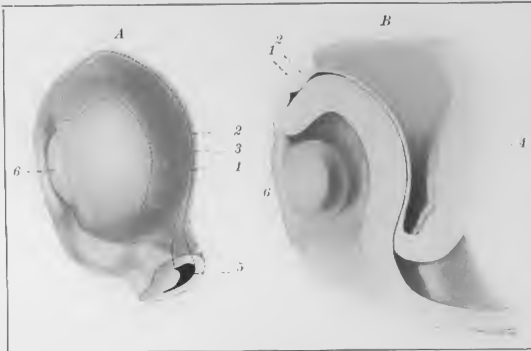


Abb. 424. Linkes embryonales Auge der Eidechse.
A Ansicht von der Schwanzseite her; die punktierten Linien zeigen die Begrenzung der primären Augenhöhle (3) und der Becherhöhle. B Halbiertes Auge mit der benachbarten Hirnwand (4). 1 Netzhautblatt, 2 Pigmentepithel, 5 Höhlung des Augenblasenstiels. 6 Linse. Nach Froriep.

Der Glaskörper wird anfangs von dem ganzen Netzhautblatt des Augenbechers, später nur von dem Ciliarkörperepithel und dessen Nachbarschaft abgesondert; außerdem wuchern durch den ventralen Augenspalt Blutgefäße zur Ernährung des Auges und mit ihnen Bindegewebszellen in den Glaskörper ein. Der ganze Grund des Netzhautblattes bis über den Äquator des Auges hinaus wird zur eigentlichen Netzhaut; von deren Rand bis zum Rande des Sehloches reicht der sogenannte blinde Teil der Netzhaut. Von Ganglienzellen der Netzhaut wachsen Nervenfasern aus, die durch den Augenstiel in das Gehirn einwachsen: so wird der Augenstiel zum Sehnerven.

Daß der lichtrezipierende Teil des Auges nicht, wie bei allen anderen Tieren mit Linsenaugen, von der äußeren Haut aus entsteht, sondern sich aus einem Teil der Hirnwandung bildet, ist eine Tatsache, die eine Erklärung verlangt. Allerdings sind ja das Hirn- und Rückenmarksrohr auch nur aus Einstülpungen der äußeren Haut des Embryo gebildet (vgl. unten), und man darf wohl annehmen, daß einst das zentrale Nervensystem intraepithelial lag, wie das bei Coelenteraten, Stachelhäutern und manchen niederen

Ringelwürmern (Ophryotrocha, Polygordius, Aeolosoma) ständig der Fall ist. Dann konnten sich im Gebiete des zentralen Nervensystems Sehorgane bilden; sie wurden später, als sich dies wichtige Organsystem durch Einstülpung in eine Furche verlagerte und später als Rohr abgeschnürt wurde, mit eingestülpt und gelangten so in die Wand des Nervenrohrs. Bei niedersten Verwandten der Wirbeltiere liegen die Sehorgane dauernd im Nervenrohr: bei den Larven der Ascidien und beim Amphioxus. Bei den Ascidienlarven wird ein Teil der Wand der Sinnesblase zur Netzhaut des Auges, der sich gegen die Epidermis zu eine Linse auflegt; aus dem, was über den Bau dieses Auges bekannt ist, geht hervor, daß es kein Vorfahrenzustand des Wirbeltierauges sein kann, sondern wahrscheinlicher von der gleichen Grundform herstammt. Beim Amphioxus liegen durch das ganze Rückenmark verstreut Pigmentbecherocelle (Abb. 425) mit je einer Sehzelle vom Bau derjenigen, wie sie sich bei vielen Strudelwürmern finden und im Vorderende des Rückenmarks ebensolche Sehzellen ohne Pigmentbecher in größrer Zahl. So lange die Wirbeltierahnen klein und durchsichtig waren wie diese Tiere, konnte das Sehorgan unbeschadet seiner Leistungsfähigkeit in der Hirnwand liegen; als sie aber bedeutendere Größe erlangten als das zentrale Nervensystem durch undurchsichtige Schutzhüllen von Knorpel gegen Schädigungen gesichert wurde, da konnten die betreffenden Teile der Hirnwand als Sehorgan nur dann funktionsfähig bleiben, wenn sie sich nach der Oberfläche des Körpers zogen: sie stülpten sich nach außen vor. Im einzelnen können wir mangels jeglicher Anhaltspunkte nichts weiter über die Stammesgeschichte des Wirbeltierauges sagen. Durch die ganze Reihe der Wirbeltiere bleibt sein Bau in den Grundzügen der gleiche; nur in Nebendingen weichen die Formen voneinander ab.

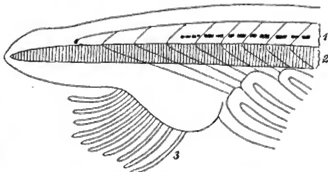


Abb 425.
Vorderes Ende des Amphioxus mit Pigmentbecherocellen im Rückenmark *1*. *2* Chorda, *3* Mundcirren.

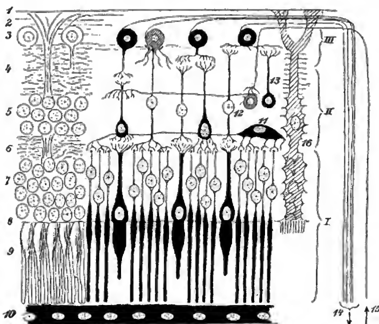


Abb. 426. Querschnitt durch die Wirbeltiernetzhaut, schematisch; links Übersichtsbild, rechts einzelne Elemente, elektiv gefärbt, in ihren Verbindungen dargestellt. *1* Innere Grenzmembran, *2* Sehnervenschicht, *3* Ganglienzellschicht, *4* innere Nervenfilzschicht, *5* Schicht der bipolaren Zellen („innere Körnerschicht"), *6* äußere Nervenfilzschicht, *7* Sehzellschicht („äußere Körnerschicht"), *8* äußere Grenzmembran, *9* Stäbchen (länger) und Zapfen (kürzer), *10* Pigmentepithel der Netzhaut, *11* tangentiale Zelle, *12* bipolare Zelle, *13* „amakrine" Zelle, *14* Zentripetale und *15* zentrifugale Fasern des Sehnerven. *16* Müllersche Stützzelle. *I*, *II*, *III* Bezirke der drei hintereinander geschalteten Neuronen der Netzhaut.

Die Entwicklung der Netzhaut des Wirbeltierauges aus einem Teil der Hirnwand zeigt sich auch noch deutlich in dem Bau des fertigen Organs (Abb. 426). Sie bildet nicht ein einfaches Sehepithel, wie es uns sonst überall in Linsenaugen begegnet; vielmehr ist das einzige Anzeichen dafür, daß ein ursprünglich einschichtiges Epithel vorliegt, in den sogenannten Müllerschen Stützzellen (*16*) erhalten geblieben, die von der äußeren

bis zur inneren Grenzmembran reichen. Zwischen diesen beiden Membranen aber ordnen sich die Nervenzellen in drei Schichten (*I, II, III*) übereinander, die durch Schichten verfilzter Fäserchen, die sogenannten feinkörnigen Schichten (*4, 6*), voneinander getrennt bleiben. Es sind drei Neuronen, die sich innerhalb der Dicke der Netzhaut aneinander schließen. Den ersten Neuron (*I*) bilden die Sinneszellen. Sie liegen nicht auf der Glaskörperseite der Netzhaut, sondern gegen das Pigmentepithel zu, und tragen gegen dieses hin die sogenannten Stäbchen und Zapfen (*9*), die über die äußere Grenzmembran vorragen. Bei den meisten Linsenaugen stehen die Stäbchen und Zapfen auf der Seite des Sehepithels, die gegen den Glaskörper gekehrt ist und der äußeren Körperoberfläche entspricht. Aber auch hier ist es ja diese Oberfläche der Netzhaut, die, solange das Nervenrohr noch nicht geschlossen ist, gegen die Körperoberfläche blickt; erst durch die Ein- und Wiederausstülpung kommt sie in diese besondere Lage. Den zweiten Neuron (*II*) der Netzhaut bilden die sogenannten bipolaren Zellen (*12*); ihre Nervenfortsätze treten auf der einen Seite in Beziehung zu denjenigen der Sehzellen, nach der andern Seite erstrecken sie sich gegen den dritten Neuron. Es scheint, daß zu jeder Zapfenzelle eine besondere Bipolare gehört, während benachbarte Stäbchenzellen mit der gleichen Bipolaren verknüpft sind. In der Schicht der Bipolaren liegen auch sogenannte tangentiale Zellen (*11*), deren Fortsätze sich parallel der Netzhautoberfläche ausbreiten und verschiedene Stellen der Netzhaut untereinander verknüpfen. Die Zellen des dritten Neurons (*III*) bilden die sogenannte Ganglienzellschicht; sie werden von den Fortsätzen der bipolaren Zellen umsponnen oder senden diesen eigne Fortsätze entgegen; auf der Glaskörperseite der Netzhaut aber entspringen von ihnen die Nervenfasern (*14*), die zum Gehirn gehen und den Sehnerven zusammensetzen. Die Fasern liegen also auf der Lichtseite der Netzhaut und laufen nach der Stelle, wo am Sehbecher der innere Winkel der Augenspalte war; durch diese gelangen sie zu dem hier ansetzenden Augenstiel, den Leitstrang des Sehnerven. Im fertigen Auge also durchbohren sie hier die Netzhaut. Die ganze Anordnung der Neuronen zeigt, daß die vom Sehepithel aufgenommenen Erregungen nicht einfach in der gegebenen Anordnung dem Gehirn zugeleitet werden, sondern daß sie schon in der Netzhaut Kombinationen erfahren und gleichsam verarbeitet werden.

In der Mitte der Netzhaut, der Linse genau gegenüber, liegt bei vielen Tieren ein Gebiet deutlichsten Sehens, der sogenannte Zentralbezirk (Area centralis). Hier ist die Netzhaut durch die größte Menge zelliger Elemente meist verdickt, die Sehzellen stehen dichter, die Stäbchen und Zapfen sind schlanker, die Bipolaren und die Ganglienzellen häufiger. Oft, aber durchaus nicht immer, liegt in der Area centralis eine Grube, die zentrale Netzhautgrube (Fovea centralis), in der die Kern- und Faserschichten zur Seite gedrängt sind, so daß die Netzhaut fast nur von der Schicht der Sehzellen gebildet wird. Hier hat also das Licht nur wenig dichteres Gewebe zu durchsetzen und kann ungeschwächt zu dem Sinnesepithel gelangen. Beim Fixieren eines Gegenstandes richtet der Mensch das Auge so, daß das Bild des Gegenstandes in die Netzhautgrube fällt. Eine Fovea kommt nicht überall vor: unter den Säugern besitzen nur der Mensch und die Affen eine solche; bei den Vögeln ist sie allgemein vorhanden, unter den Reptilien kennt man sie beim Chamäleon (Abb. 430 A, *2*), einigen Eidechsen, Schlangen und Schildkröten; von den Fischen scheint nur dem Seepferdchen (Hippocampus) und der Seenadel (Siphonostoma) eine Fovea zuzukommen. Bei vielen Vögeln aber, z. B. Falken, Möve, Ente, Gans, Fink, kommen sogar zwei Netzhautgruben vor, von denen die eine nahe der Mitte, die andre gegen den Schläfenrand der Netzhaut verschoben liegt. Diese letztere tritt wohl

in Wirksamkeit, wenn der Vogel beide Augen zugleich benutzt; die mittlere Netzhautgrube dagegen empfängt das Bild, wenn der Vogel einen Gegenstand mit einem Auge fixiert. Wir können solches monokulare Sehen leicht z. B. an Hühnern beobachten, wenn sie mit seitwärts geneigtem Kopf etwa nach einem Gerstenkorn am Boden blicken.

Die Stäbchen und Zapfen der Netzhaut sind nachweislich die Stelle der Lichtrezeption. Daß die Nervenfasern nichts damit zu tun haben, geht daraus hervor, daß der Teil unsrer Netzhaut, wo nur solche vorkommen, nämlich der Sehnervenaustritt, Lichtreizen nicht zugänglich ist: es ist der sogenannte blinde Fleck. In der Netzhautgrube aber, der Stelle deutlichsten Sehens, fehlen alle übrigen Netzhautschichten mit Ausnahme der Sehzellen, und von diesen wiederum zeigen nur die Zapfen regelmäßige, musivische Anordnung, wie sie zur Bildrezeption notwendig ist — Stäbchen fehlen hier. Das Licht muß also die gesamte Netzhaut durchdringen, ehe es dahin gelangt, wo es einen Reiz ausüben kann. Die Stäbchen und Zapfen enthalten die Transformatoren, in denen die Umwandlung der Ätherschwingungen in Nervenreiz geschieht; es ist nicht unwahrscheinlich, daß dies auch hier freie Neurofibrillenenden sind. Auffallend ist es, daß die rezipierenden Elemente der Wirbeltiernetzhaut von zweierlei Art sind: Stäbchen und Zapfen. Sie sind innerhalb derselben Netzhaut leicht zu unterscheiden, wenn es auch nicht ganz einfach ist, allgemein giltige Unterscheidungsmerkmale für sie anzugeben. Die Zapfen sind im allgemeinen kürzer und dicker als die Stäbchen; das beste Merkmal ist vielleicht, daß der Nervenfortsatz bei den Stäbchenzellen mit einem Endknöpfchen, bei den Zapfenzellen aber mit einem Endbäumchen aufhört (Abb. 426).

Die Verschiedenheit im Bau der Endorgane läßt auch eine verschiedene Funktion derselben vermuten. Darauf scheint auch die ungleiche Verteilung der Stäbchen und Zapfen bei verschiedenen Tieren hinzuweisen. Die Zapfen fehlen den Selachiern und Cyklostomen ganz. Bei den Reptilien dagegen finden wir meist nur Zapfen, bei den Vögeln überwiegen sie bei weitem; nur bei den Eulen ist die Zahl der Zapfen viel geringer als die der Stäbchen. Die Säuger wiederum haben mehr Stäbchen als Zapfen, der Mensch z. B. etwa 18 mal soviel. Manchen Säugern fehlen die Zapfen ganz, z. B. den Fledermäusen dem Igel und Maulwurf und den Wassersäugern (Robben, Waltieren, Sirenen); sehr spärlich sind sie bei Ratte, Maus, Siebenschläfer, Meerschweinchen und Iltis. Die Tiere, bei denen wenig oder gar keine Zapfen vorkommen, sind entweder Wasser- oder Nachttiere.

Die wahrscheinlichste Hypothese über die verschiedenen Funktionen von Stäbchen und Zapfen gründet sich auf die Beobachtung der menschlichen Sehleistungen. Unser gesamtes Sehen scheint eine Kombination von zwei Sehweisen darzustellen, von Tag- und Dämmerungssehen. Bei geringer Lichtmenge können wir keine Farben unterscheiden, sondern nur hell und dunkel; auch ein lichtschwaches Spektrum erscheint nur als ein heller Streif. Die größte Helligkeit zeigt das Spektrum am Tag in Gelb (von 580 $\mu\mu$ Wellenlänge), bei Dämmerung im Grün (von 529 $\mu\mu$ Wellenlänge). Die langwelligen roten Lichter des Spektrums haben in der Dämmerung einen sehr geringen Helligkeitswert, nur etwa $1/16$ von der Helligkeit des Blau, bei Tag sind sie zehnmal heller als Blau. Wenn unser Auge an die Dunkelheit gewöhnt ist, so sind die äußeren Teile der Netzhaut überaus empfindlich, und diese Empfindlichkeit nimmt gegen die Mitte hin bis zu sehr geringem Betrage ab: ein Gegenstand, den wir beim sogenannten indirekten Sehen, d. h. beim Sehen mit der Netzhautperipherie im Halbdunkel noch wahrnehmen, verschwindet, wenn wir ihn fixieren, d. h. sein Bild in die Netzhautmitte bringen — das ist das soge-

nannte Gespenstersehen. Dagegen zeigen Versuche bei Tage, daß wir Farben im indirekten Sehen nur sehr undeutlich erkennen; je mehr ihr Bild sich der Netzhautmitte nähert, um so sicherer wird unsere Schätzung.

Nun sind beim Menschen in der Netzhautmitte in der Fovea nur Zapfen vorhanden; in der Umgebung der Fovea sind die Zapfen zahlreich und nehmen gegen den Rand mehr und mehr ab. Der Anordnung der Zapfen entspricht also die Verteilung der Farbenempfindlichkeit in unserem Auge. Wir dürfen daher annehmen, daß den Zapfen das Farbensehen obliegt. Sie brauchen aber, um überhaupt erregt zu werden, Reize, die nicht unter eine gewisse Stärke herabgehen; deshalb sehen wir in der Dämmerung keine Farben. Die Stäbchen dagegen, die am Rande der Netzhaut zahlreicher sind als gegen die Mitte, werden durch verschiedene Farben nicht different gereizt, sondern nur durch quantitative Unterschiede der Belichtung, sie sind die Organe der Helldunkelunterscheidung; dabei werden sie auch durch geringe Lichtmengen gereizt, aber erst wenn das Auge an die Dunkelheit gewöhnt ist: sie sind imstande, sich an das Sehen in der Dämmerung zu adaptieren. Man hat diese Adaptionsfähigkeit der Stäbchen damit in Zusammenhang bringen wollen, daß sie von einem Stoffe umgeben sind, der sich im Lichte zersetzt und in der Dunkelheit neu abgeschieden wird, dem Sehpurpur. Den Zapfen fehlt der Sehpurpur. Er wird von den Zellen des Pigmentepithels abgeschieden und sammelt sich im Dunkeln an. Neuere Untersuchungen aber haben gezeigt, daß auch Tagvögel, die vorwiegend Zapfen besitzen und deren Netzhaut von Sehpurpur frei ist, ihr Auge für das Sehen im Dunkeln adaptieren können. Deshalb kann jene Hypothese nicht mehr befriedigen. Vielleicht hat es mit der leichteren Reizbarkeit der Netzhautperipherie etwas zu tun, daß gegen die Peripherie zu immer mehr Stäbchen zu einer Bipolaren gehören, also zu einer Rezeptionseinheit zusammen gefaßt sind; wenn sich dabei die Erregungen der einzelnen Stäbchen addieren, so werden unbedeutende Reize in der Peripherie der Netzhaut wirksamer sein als gegen die Mitte zu.

Dafür, daß die Zapfen dem Farbensehen, die Stäbchen dem Helldunkelsehen dienen, spricht auch die Verteilung der beiderlei Endorgane bei verschiedenen Wirbeltieren: Dämmerungstiere unter den Säugern und die Eulen haben nur oder doch vorwiegend Stäbchen, Lichttiere wie die Vögel dagegen überwiegend Zapfen.

Die einfache Zellschicht des Pigmentepithels legt sich der Stäbchen- und Zapfenschicht der Netzhaut auf. Ihre Zellen senden Fortsätze zwischen die Außenglieder der Stäbchen, die diese von allen Seiten einhüllen. Die Pigmentkörnchen können innerhalb der Zellen ihren Platz verändern: bei Belichtung wandern sie gegen die Netzhaut, in die Zellfortsätze ein und liegen zwischen den Stäbchen, im Dunkeln sammeln sie sich in den basalen Abschnitten der Zellen an. Die Bedeutung der Pigmentwanderung ist nicht völlig klar. Am meisten Wahrscheinlichkeit hat die Annahme, daß die Wanderung gegen das Licht hin zum Schutz für den in den Zellen sich entwickelnden Sehpurpur geschieht.

Die Aderhaut, die dem Pigmentepithel außen aufliegt, vermittelt durch ihren Gefäßreichtum die Ernährung der Netzhaut. Bei den Fischen und Amphibien liegt außerdem ein ernährendes Gefäßnetz im Glaskörper, der Netzhaut dicht benachbart. Die Netzhaut selbst enthält Gefäße in wechselnder Menge nur bei vielen Säugern (nicht z. B. beim Ameisenigel [Echidna], dem Gürteltier [Armadillo], dem fliegenden Hund [Pteropus] u. a.); diese dringen von der Glaskörperseite in sie ein, nachdem sie mit dem Sehnerven — im Innenwinkel des embryonalen Augenspalts — die Netzhaut durchbohrt haben.

Vielfach wird der dem Pigmentepithel anliegende Teil der Aderhaut durch Einlagerung glänzender, das Licht reflektierender Kriställchen zu einer spiegelnden Fläche gestaltet, die man Tapetum nennt. So weit sich das Tapetum erstreckt, fehlt im Pigmentepithel das Pigment. Ein Tapetum kommt vielfach bei Dämmerungstieren vor, aber nicht allgemein und nicht ausschließlich bei solchen; besonders bei Fischen ist es häufig und findet sich bei allen Selachiern und vielen Knochenfischen; unter den Säugern sind z. B. die Wassersäugetiere, die Wiederkäuer und Pferde, die Raubtiere und die Halbaffen mit einem Tapetum ausgestattet. Über seine Bedeutung gehen die Ansichten auseinander. Jedenfalls wirft es das Licht, das zu ihm gelangt, wie ein Hohlspiegel zurück: ob es damit durch nochmalige Reizung der Stäbchen und Zapfen die Erregung erhöht, oder was sonst seine Bedeutung sein mag, ist noch ungewiß.

Ein Nebenerfolg der reflektierenden Wirkung des Tapetums ist das sogenannte Augenleuchten, das von vielen Haustieren, besonders den Katzen, allgemein bekannt ist. Das Augenleuchten beruht nicht auf einer Lichtentwicklung im Auge, sondern auf Reflexion von Licht, das von außen in das Auge fällt: die Strahlen werden vom Tapetum zurückgeworfen und von der Linse gesammelt, so daß sie etwa in der gleichen Richtung zurückkommen, in der sie in das Auge einfallen. Es wird daher von uns am ehesten beobachtet, wenn eine Lichtquelle hinter unserem Rücken Strahlen in einen dunklen Raum wirft, von wo aus Augen von Tieren auf uns gerichtet sind, z. B. wenn man durch die geöffnete Tür eines dunklen Schafstalles in die Augen der nach dem Licht blickenden Schafe sieht.

Die Linse, deren Bau wir oben schon kennen lernten, ist das Hauptorgan für die Lichtbrechung im Auge. Nur beim Menschen, den Affen und den Vögeln ist die Brechung seitens der gewölbten Hornhaut noch stärker. Die Brechkraft der Linsen ist verschieden: bei Lufttieren ist sie geringer als bei Wassertieren, da die brechenden Substanzen des Auges gegenüber Luft einen größeren Brechungsexponenten haben als gegenüber Wasser. Die größere Brechkraft wird durch Veränderung der Form ebenso wie durch Veränderung des Stoffes erreicht: bei Wassertieren, z. B. Waltieren und Fischen, ist die Linse kugelig und die Linsenfasern werden durch einen Verhornungsprozeß dichter und stärker lichtbrechend; bei Lufttieren ist die Linse weniger gewölbt, flacher, ihre Achse ist viel kürzer als ihr Durchmesser am Äquator. Der Quotient aus Durchmesser und Achse, den man als Linsenquotienten bezeichnen kann, gibt einen gewissen Anhalt für die Form der Linse und erleichtert die Vergleichung. Bei Wassertieren ist der Linsenquotient nahe an 1, die Linse ist also fast kugelig: so schwankt sein Betrag bei Selachiern zwischen 1 und 1,14, bei Robben zwischen 1,03 und 1,12, beim Tümmler (Phocaena communis Less.) beträgt er 1,05. Die Amphibien haben eine etwas flachere Linse, deren Quotient etwa 1,2 beträgt. Reptilien, Vögel und Säuger haben sehr verschiedene Linsenquotienten: der Gecko, der als Dunkeltier sein Auge besonders auf nahe Gegenstände richtet, hat 1,12, die lichtliebende Mauereidechse, mit auf die Ferne eingestellten Augen, hat 1,51 Linsenquotient, also eine flachere Linse. Unter den Vögeln hat die Ente die stärkste Linsenwölbung (Quotient 1,3), die Schwalbe die geringste (Quotient 1,85). Bei den Säugern schwankt der Quotient zwischen 1,26 beim Schaf und 1,7 beim Menschen. Beim Menschen, bei den Affen und den meisten Vögeln übernimmt eben die stark gewölbte Hornhaut ein gut Teil der Arbeit, die bei anderen Tieren der Linse zufällt.

Die Akkommodation des Auges geschieht bei den Wirbeltieren auf verschiedene Weise. Bei den Fischen, Amphibien und Schlangen bleibt die Form der Linse unverändert,

nur der Platz derselben ändert sich; dagegen bei den Reptilien mit Ausnahme der Schlangen, den Vögeln und den Säugern, wird sie durch Gestaltveränderung der Linse akkommodiert. Die Richtung der Akkommodation hängt von der Ruhestellung des Auges ab; es ist entweder auf die Nähe eingestellt, d. h. mäßig divergierende Strahlen, die auf das Auge auffallen, kommen auf der Netzhaut zur Vereinigung, oder es ist auf die Ferne eingestellt, d. h. parallele Strahlen kommen auf der Netzhaut zur Vereinigung. Auf die Nähe eingestellt ist nur das Fischauge; es muß sich verändern, wenn seine Netzhaut von fernen Gegenständen deutliche Bilder erhalten soll; die Augen aller luftbewohnenden Wirbeltiere sind in der Ruhe für die Ferne eingestellt, müssen also für die Nähe akkommodieren, soweit sie die Fähigkeit der Akkommodation überhaupt besitzen.

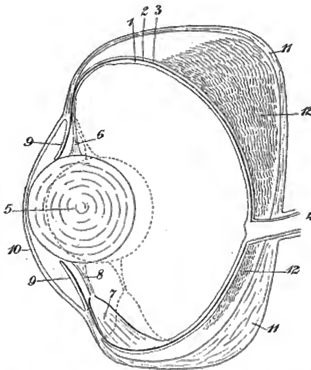


Abb. 427. Senkrechter Medianschnitt durch das Auge des Hechtes.

1 Netzhaut, 2 Pigmentepithel, 3 Chorioidea, 4 Sehnerv, 5 Linse, 6 deren Aufhängeband, 7 Rückziehmuskel der Linse, 8 dessen Sehne, 9 Iris, 10 Hornhaut, 11 Sklera, 12 sog. Chorioidaldrüse. Die Stellung der Linse, ihres Aufhängebandes und Rückziehmuskels im akkommodierten Zustande ist durch punktierte Linien angegeben.

Die Einstellung des Fischauges für die Nähe hängt mit dem Aufenthalt im Wasser zusammen. Das Wasser ist nur auf verhältnismäßig kurze Strecken durchsichtig; „nur aus der Nähe drohen daher Angriffe, und schon eine kurze Flucht rettet". Parallel auf das Auge fallende Strahlen kommen bei Ruhestellung schon vor der Netzhaut zur Vereinigung; die Akkommodation geschieht daher durch Annäherung der Linse an die Netzhaut. Die dazu dienenden Einrichtungen sind sehr einfach (Abb. 427). Die Linse ist nicht, wie bei den meisten Wirbeltieren, ringsum durch das Linsenbändchen gehalten, sondern sie wird nur durch ein dorsales derbes Aufhängeband (6) getragen. Ihm gegenüber, an der Stelle, wo bei der Entwicklung des Auges die Augenspalte sich geschlossen hatte, setzt sich mit einer Sehne (8) der sogenannten Linsenmuskel (7) (Musc. retractor lentis, früher Campanula Halleri genannt) an die Linse an; dieser ist so gerichtet, daß seine Zusammenziehung die Linse zurück und etwas schläfenwärts zieht (Abb. 428). Bei den Haifischen ist der Linsenmuskel rudimentär und eine Akkommodation nicht zu beobachten. Von den Knochenfischen dagegen besitzen manche eine ausgiebige Akkommodationsfähigkeit, andere eine geringere: am geringsten ist die Akkommodationsbreite, d. h. der Unterschied zwischen Ruhestellung und äußerster Akkommodation, bei schnellschwimmenden pelagischen Fischen; dafür aber akkommodieren sie schnell, wie es der fortwährende Wechsel der Umgebung bei größerer Geschwindigkeit erfordert; weit größer ist die Akkommodationsbreite bei lauernden Grund-

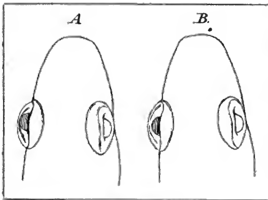


Abb. 428.

Akkomodation beim Seebarsch (Serranus); das linke Auge ist bei A in Ruhe, bei B durch galvanische Reizung zur Akkommodation veranlaßt. Nach Th. Beer.

fischen, wie dem Angler (Lophius), den Schollen und dem Himmelsgucker (Uranoscopus), doch ist die Akkommodationsgeschwindigkeit dafür geringer.

Die luftbewohnenden Wirbeltiere müssen für die Nähe akkommodieren. Amphibien und Schlangen tun dies durch Entfernung der Linse von der Netzhaut; im Auge der Amphibien setzt dorsal und ventral ein Muskel an den Ciliarkörper an, dessen Zusammenziehung die Linse gegen die Hornhaut zieht (Musc. protractor lentis); bei den Schlangen wird wahrscheinlich durch ringförmige Muskeln, die den Augapfel zusammendrücken, der Glaskörperdruck gesteigert und damit die Linse, die am leichtesten ausweichen kann, nach vorn gedrückt. Von den Amphibien akkommodieren Molche und Kröten in beschränktem Maße. Beim Frosch ließ sich eine Akkommodation nicht nachweisen; für das Froschauge ist daher im Wasser das Bildsehen unmöglich, aber das Wasser ist ja für den Frosch nicht Jagdgebiet, sondern Zufluchtsort.

Bei den übrigen Reptilien, den Vögeln und den Säugern wird die Akkommodation durch Formveränderung der Linse bewirkt, und da das Auge für die Nähe akkommodiert, muß die Linse stärker gewölbt werden. Das geschieht auf eigentümliche Weise: das Linsenbändchen, das rings zwischen der äquatorialen Zone der Linse und dem Ciliarkörper ausgespannt ist, hält die Linsenkapsel in Spannung und übt damit auf die Linse einen abflachenden Druck aus. Wenn dieser Druck nachläßt, wölbt sich die Linse infolge ihrer Elastizität stärker (Abb. 429); das wird durch die Zusammenziehung des Ciliarmuskels bewirkt; er verengt durch seinen Ringmuskelteil die Öffnung des Ciliarkörpers und zieht durch seinen radiären Anteil den Ciliarkörper etwas gegen die Hornhaut; damit wird das Linsenbändchen und die Linsenkapsel entspannt. Erschlafft der Muskel, so werden sie wieder gespannt und die Linse abgeflacht.

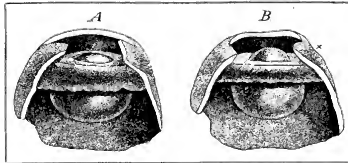


Abb 429. Auge der Teichschildkröte (Emys orbicularis L.) in Ruhe (A) und in Akkommodation (B).

Um die Gestaltveränderung der Linse sichtbar zu machen, ist ein Stück der Augenwandung herausgeschnitten; in B ist bei × die durch die Zusammenziehung des Ciliarmuskels bewirkte Einziehung der Ciliargegend deutlich. Nach Th. Beer.

Der Akkommodationsmuskel besteht bei Reptilien und Vögeln aus quergestreiften, bei den Säugern aus glatten Fasern. Er kann sich daher bei den ersteren schneller und kräftiger zusammenziehen, und damit er für solche kräftige Leistung einen festen Ansatzpunkt hat, ist bei den Sauropsiden die Ciliargegend durch einen Knochenring versteift: bei vielen Reptilien besteht dieser aus einzelnen Knochenstückchen, bei den Vögeln ist er einheitlich. Den Schlangen und Krokodilen geht mit dem Fehlen eines Ciliarmuskels auch der Knochenring in der Sklera ab.

Die Akkommodationsbreite ist besonders groß bei den Wasserschildkröten: während ihr Auge in der Luft auf die Ferne eingestellt ist, vermögen sie ihre Linse so stark zu wölben, daß sie selbst im Wasser auf nahe Gegenstände einstellen können. Groß ist auch die Akkommodationsbreite bei manchen Echsen und besonders bei den Vögeln. Von den Säugern dagegen haben nur der Mensch und die Affen eine ausgiebige Akkommodation: es mag das damit zusammenhängen, daß hier die Vordergliedmaßen als Hände gebraucht und mit ihrer Hilfe Gegenstände, wie Nahrungsbrocken u. dgl., dem Auge zur Prüfung nahe gebracht werden, da sie dann ein größeres Bild auf der Netzhaut geben. Der Geruch, der bei anderen Säugern diese Prüfung besorgt, ist bei den Primaten nur gering

ausgebildet. Bei Hunden und Katzen ist die Akkommodationsbreite gering, beim Kaninchen konnte gar keine Akkommodation beobachtet werden. Die meisten Säuger lassen sich durch das Bewegungssehen leiten; ihr Formensehen ist, in Ermangelung einer Fovea centralis

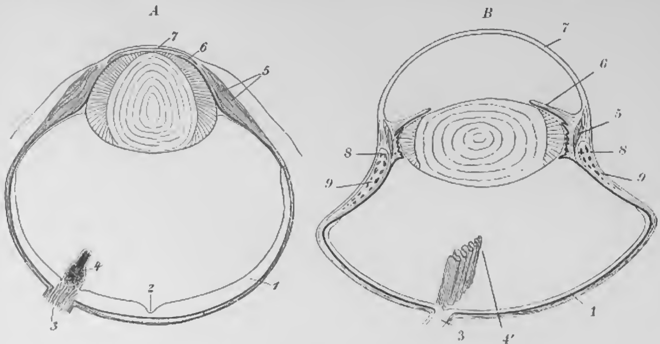


Abb. 430. Auge des Chamaeleons (*A*) und einer Eule (*B*). *A* in etwa horizontalem Schnitt, *B* im senkrechten Schnitt. *1* Netzhaut, *2* Netzhautgrube, *3* Sehnerv, *4* Zapfen, *4'* Fächer, *5* Ciliarmuskel, *6* Iris, *7* Hornhaut, *8* Ciliarkörper, *9* knöcherner Skeralring. *A* nach H. Müller, *B* nach Franz.

in der Netzhaut, viel schwächer ausgebildet als beim Menschen und bei den Vögeln: eine Katze stürzt sich auf die Beute nur, wenn sie sich bewegt; das Reh bemerkt den unauffällig gekleideten Menschen nicht, wenn er ruhig und unter Wind steht; es ist leicht, ein Eichhörnchen dicht an sich herankommen zu lassen, wenn man unbeweglich bleibt, bei einem scheuen Vogel gelingt das viel weniger leicht. Bemerkenswert ist es jedenfalls wie ausgiebige Akkommodation mit hoher Ausbildung der Netzhaut zusammenfällt: von den Säugern haben nur die gut akkommodierenden Primaten eine Fovea; bei Vögeln und Reptilien ist eine solche überall vorhanden.

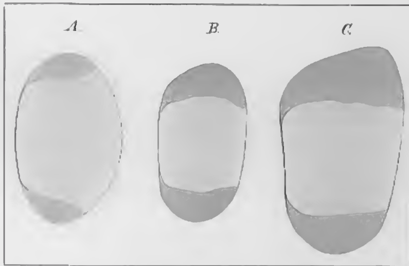


Abb. 431 Vogellinsen mit ihrem Ringwulst, axial durchschnitten, *A* von der Haustaube, *B* von der Mehlschwalbe, *C* vom Mauersegler. Nach C. Rabl.

Die Formveränderung der Reptilien- und Vogellinse wird wahrscheinlich noch unterstützt durch eine Einrichtung ihrer Linse, die den anderen Wirbeltieren und auch den Schlangen fehlt, durch den sogenannten Ringwulst. Das Linsenepithel ist nämlich hier in der Äquatorialzone der Linse sehr hoch (Abb. 430), und zwar am höchsten bei solchen Tieren, wo man eine besonders schnelle Akkommodation voraussetzen muß: nämlich beim Chamäleon, das mit seinen überaus beweglichen Augen nach schnellfliegender Beute aus-

schaut, und bei den schnellen Fliegern, an denen die Umgebung mit rasender Geschwindigkeit vorbeieilt; vergleicht man die Taube, die Mehlschwalbe und den Mauersegler (Abb. 431), so verhält sich die relative Dicke des Ringwulstes an ihrer Linse wie 16 : 33 : 40, ihre Fluggeschwindigkeit aber etwa wie 20 : 60 : 80. Das Epithel des Ringwulstes verändert seine Form sicher leichter als der Linsenkörper, kann also den veränderten Spannungsverhältnissen schneller nachgeben.

Vom menschlichen Auge sind zahlreiche Anomalien bekannt, von denen uns einige kurz beschäftigen sollen (Abb. 432). Ist der Augapfel zu lang, so vereinigen sich parallele, aus der Ferne kommende Strahlen schon vor der Stäbchen- und Zapfenschicht, das Auge ist in der Ruhe für nahe Objekte eingestellt und kann durch weitere Akkommodation die Gegenstände bei nahem Heranbringen sehr scharf erkennen; eine Einstellung für die Ferne ist nur auf künstlichem Wege möglich durch Einschaltung einer Zerstreuungslinse vor das Auge, wodurch parallele Strahlen divergent gemacht werden und ihr Vereinigungspunkt im Auge nach rückwärts verschoben wird: das Auge ist kurzsichtig („myop"). Ist dagegen der Augapfel zu kurz, so werden parallele Strahlen nicht auf, sondern hinter der lichtrezipierenden Schicht der Netzhaut vereinigt, und es muß die Linse schon gewölbt, d. h. es muß schon akkommodiert werden, um ferne Gegenstände deutlich zu sehen; das Auge ist weitsichtig („hypermetrop"); für das Nahesehen ist eine Steigerung der Brechkraft nur künstlich zu erreichen durch Einschaltung von Sammellinsen. Einen ganz anderen Grund hat dagegen die Altersweitsichtigkeit („Presbyopie"), die sich zwischen dem 45. und 50. Lebensjahre beim Menschen einstellt. Die Linse verliert im Alter ihre Elastizität und nimmt bei Entspannung nur wenig an Wölbung zu; damit wird die Akkommodation für die Nähe mehr und mehr beschränkt, und es sind Sammellinsen nötig, um die Brechkraft zu vermehren und das Nahesehen zu ermöglichen.

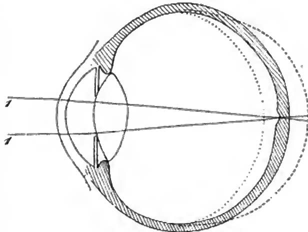


Abb. 432.
Medianschnitt durch ein normales menschliches Auge, in das die Lage des Augenhintergrundes bei Hypermetropie ...... und Myopie ----- eingezeichnet ist. Schema. 1 parallel auf das Auge auffallende Strahlen.

Durch das Rückziehen der Linse bei den Fischen und die stärkere Wölbung der Linse bei Sauropsiden und Säugern wird ein Druck auf den Glaskörper geübt. Da dieser nicht zusammenpreßbar ist, würde aus seinem Gegendruck ein Hindernis für die Akkommodation erwachsen, wenn nicht Vorrichtungen da wären, diesen Druck auszugleichen: es finden sich bei diesen Wirbeltieren im Augeninnern Organe mit zahlreichen, sehr oberflächlich gelegenen Blutgefäßen, aus denen das Blut durch den Druck mit Leichtigkeit verdrängt und dadurch ein Steigen des Druckes im Auge verhindert wird. Im Fischauge liegt eine blutgefäßreiche Leiste an der Stelle, wo der embryonale Augenspalt sich geschlossen hat. Bei zahlreichen Reptilien, besonders bei den Sauriern, ragt vom inneren Winkel jener Spalte, nahe dem Sehnervenaustritt, ein gefäßreicher Zapfen (Abb. 430 A, *4*) in den Augenraum hinein; bei den Vögeln mit ihrer starken Akkommodation liegt an der gleichen Stelle der sogenannte Fächer (Abb. 430 B, *4'*): er ist wie ein Wellblech gefaltet, so daß auf der stark vergrößerten Oberfläche massenhafte Blutgefäße Platz finden und unmittelbar dem Druck ausgesetzt sind. Leiste, Zapfen und Fächer sind dunkel pigmentiert,

damit eine Reflexion des Lichtes von ihrer Oberfläche vermieden wird. Bei den Säugern sind es die sogenannten Ciliarfortsätze, gefäßreiche radiär gestellte Falten auf der Glaskörperseite des Ciliarkörpers, an denen die Druckregulierung stattfindet.



Abb. 432a. Gecko (Tarentola mauritanica L.).

Für ein deutliches Sehen ist auch die Regulierung der Lichtmenge, die in das Auge dringt, von Wichtigkeit. Dies wird durch die Iris besorgt, durch deren Bewegung das Sehloch (Pupille) erweitert und verengert wird; sie besitzt dazu einen ringförmigen Schließmuskel und einen radiär angeordneten Öffnungsmuskel. Die Beweglichkeit der Iris ist besonders dort gut ausgebildet, wo die Augen stärkerem Lichtwechsel ausgesetzt sind. So fehlt den Knochenfischen der Tiefsee die Iris ganz. Bei den Fischen mit aufwärts gerichteten Augen, wie Rochen, Schollen und Himmelsgucker (Uranoscopus), werden diese vom Licht am unmittelbarsten getroffen und sind dadurch dem Helligkeitswechsel sehr ausgesetzt: sie haben Pupillen, die starker Verengerung fähig sind. Unter den Selachiern (Abb. 433) haben die in der dunkeln Tiefe lebenden, wie Chimaera, eine sehr weite und runde Pupille (C) und schwache Irismuskeln; bei den Tagselachiern (Mustelus) ist die Pupille rund und mäßig weit (B), die Nachtselachier, wie Katzenhai (Scyllium) und Zitterrochen (Torpedo), die das helle Tageslicht von ihren Augen fernhalten, haben schlitzförmige Pupillen (A). Überhaupt haben die Nachtwirbeltiere häufig eine schlitzförmige Pupille, die den völligen Abschluß des blendenden Tageslichts leicht gestattet, so die Geckonen (Abb. 432a), die Krokodile, die Kreuzotter, ferner Katzen, Luchs, Fuchs, Hyäne, Robben und manche Halbaffen, nicht aber z. B. die Eulen.

Die Hornhaut gehört bei den Lufttieren zum lichtbrechenden Apparat und ist um so mehr an der Lichtbrechung beteiligt, je stärker sie gewölbt ist. Daher ist ihre Wölbung sehr regelmäßig. Wenn aber die Krümmung des horizontalen und vertikalen Hauptmeridians verschieden ist, so bewirkt diese Unregelmäßigkeit, der sogenannte Astigmatismus der Hornhaut, eine Verzerrung der Bilder. Bei den Wassertieren kommt sie jedoch für die Lichtbrechung kaum in Betracht, da ihr Brechungsexponent nur wenig größer ist als der des Wassers; deshalb haben Wassertiere oft unregelmäßig gebaute Hornhäute: sie sind bei Knochenfischen „so wenig ausgearbeitet, wie die dem Beschauer abgewendete Seite der Giebelstatuen griechischer Künstler". Rochen haben einen sehr großen, Wale oft einen beträchtlichen Astigmatismus, ohne daß die Leistungsfähigkeit des Auges dadurch verringert wird.

Für die Art des Sehens ist es von großer Wichtigkeit, wie die beiden Augen zueinander gestellt sind. Wenn sie nach der Seite gerichtet sind, haben sie getrennte Gesichtsfelder; sind sie nach vorn gerichtet, so haben sie ein gemeinsames Gesichtsfeld. Zwischen beiden Extremen sind zahlreiche Zwischenstufen möglich, indem ein mehr oder weniger großer Teil der Gesichtsfelder gemeinsam sein kann. Bei seitlicher Richtung der Augen ist das Gesamtgesichtsfeld am größten; dieser Vorteil nimmt ab bei verminderter Divergenz der Augenachsen. Dagegen bietet das Zusammenfallen der beiden Gesichtsfelder einer anderen, hervorragenden Vorteil: es ist die Grundlage für körperliches Sehen. Das Bild, das im rechten Auge von einem Gegenstand entworfen wird, ist etwas verschieden von dem im linken Auge: von einem scharfen Keil, der mit der Schneide gegen uns in der Verlängerung unserer Medianebene steht, erblickt das rechte Auge nur die rechte, das linke nur die linke Fläche, beide zusammen erkennen ihn als Keil. Diese Verschiedenheit der beiden Bilder nimmt zu, wenn der Gegenstand den Augen näher kommt; daher ergibt sich aus dem unbewußten Vergleich der Bilder die Tiefenwahrnehmung, die Grundlage für die Schätzung von Entfernungen und Größen, für das Augenmaß. Damit mag es zusammenhängen, daß unter den Säugern außer dem Menschen und den Affen, deren Augenachsen parallel sind, besonders die Katzenartigen binokular sehen, die ihre Beute im Sprunge ergreifen, also deren Abstand mit den Augen schätzen müssen: beim Löwen bilden die Augenachsen einen Winkel von etwa 10°, bei der Hauskatze von 14—18°. Die Augenachsen der Hunde divergieren weit mehr, um 30—50°. Bei den flüchtigen Säugern überwiegt durchaus der Vorteil des großen Gesichtsfeldes, sie haben sehr divergente Augen: der Winkel der Augenachsen beträgt bei den Hirschen über 100°, bei der Giraffe 140°, beim Hasen 170°. Bei den Vögeln ist ein zweiäugiges Sehen mit teilweise gleichen Gesichtsfeldern weit verbreitet; nach ihrer Geschicklichkeit im Vermeiden von Hindernissen beim schnellen Flug durch Gezweig oder auch enge Öffnungen (z. B. Stallschwalbe) dürfen wir ihnen ein hochausgebildetes Augenmaß zuschreiben.

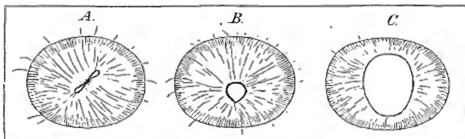


Abb. 433. Schema der Iris eines Nachtselachiers (A), eines Tagselachiers (B) und eines Tiefenselachiers (C). Nach V. Franz.

Vergrößerung des Gesichtsfelds ergibt sich auch als eine der Wirkungen, die mit der Beweglichkeit des Augapfels in der Augenhöhle verknüpft sind. Andrerseits wird

es dadurch ermöglicht, Gegenstände zu fixieren, d. h. ihr Bild auf eine bestimmte Stelle der Netzhaut zu bringen. Die Augenbewegungen werden durch Muskeln bewirkt, die einerseits am Skelett der Augenhöhle, andrerseits am Augapfel ansetzen; es sind ihrer mindestens sechs durch die ganze Wirbeltierreihe: vier sogenannte gerade und zwei schiefe Augenmuskeln; die Anordnung ist aus Abb. 434 leicht ersichtlicht. Bei vielen Säugern, den Reptilien und Amphibien kommt als siebenter noch der Rückziehmuskel des Augapfels hinzu, der trichterförmig im Umkreise des Sehnerven entspringt. Die Augenmuskeln sind bei den Säugern kräftig, bei den übrigen Wirbeltieren dagegen schwächer ausgebildet. Die Abschätzung des Betrags der Augenbewegungen ist ein anderes wichtiges Hilfsmittel für die optische Orientierung, für das Augenmaß. Daher befinden sich in den Augenmuskeln neben den motorischen zahlreiche rezeptorische Nervenendigungen, welche die Größe dieser Bewegungen anzeigen.

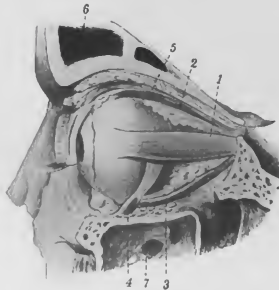


Abb. 434. Augenmuskeln des Menschen.
Das linke Auge ist von links her freipräpariert unter gleichzeitiger Entfernung der Tränendrüse und des unteren Augenlids. 1 seitlicher, 2 oberer und 3 unterer gerader Augenmuskel, 4 unterer schiefer Augenmuskel, 5 Heber des oberen Augenlids, 6 Stirnhöhle, 7 Kieferhöhle. Nach Spalteholz.

Bei seitlich gerichteten Augenachsen geschehen die Bewegungen des einen Auges unabhängig von denen des anderen. Am schönsten läßt sich das beim Chamäleon mit seinen weit vorspringenden, ungemein beweglichen Augen beobachten (Tafel 14). Wo jedoch die Gesichtsfelder der beiden Augen sich vollständig decken, wie beim Menschen und den Affen, sind die Augenbewegungen koordiniert, so daß das Bild eines Gegenstandes in beiden Augen auf entsprechende Stellen der Netzhaut, z. B. beiderseits auf die Netzhautgrube fällt.

Die Sehnerven sind von einer widerstandsfähigen bindegewebigen Scheide, die mit der Sklera des Auges zusammenhängt, umgeben und vor Zerrungen geschützt, die bei heftigen Augenbewegungen eintreten könnten. Vor dem Eintritt ins Gehirn kreuzen sich die Sehnerven, und zwar ist die Kreuzung bei Fischen, Amphibien und Sauropsiden vollständig, bei den Säugern dagegen nur teilweise: ein Teil der Fasern, die von einem Auge kommen, geht hier zur gegenüberliegenden, ein anderer zur gleichseitigen Hirnhälfte. Bei den Affen scheint die Zahl der beiderlei Fasern gleich zu sein, bei der Katze verhalten sich die getreuzten zu den ungekreuzten wie 4 : 3, beim Kaninchen sind nur wenige ungekreuzte vorhanden. Diese wenigen Beispiele genügen zwar nicht zu sicheren Schlüssen; sie lassen aber immerhin die Vermutung zu, daß die Zahl der ungekreuzten Fasern mit steigender Divergenz der Augenachsen abnimmt, daß also das Unterbleiben der Kreuzung mit der Gemeinsamkeit der Gesichtsfelder etwas zu tun hat. Vielleicht darf man einen Zusammenhang der Sehnervenkreuzung mit der Verschiedenheit der Gesichtsfelder und der Anordnung der im Auge entworfenen Bilder annehmen: in jedem Auge entsteht ein umgekehrtes Bild des Gesichtsfeldes; die Teilerregungen der einzelnen Netzhautteile werden in bestimmter räumlicher Anordnung ins Zentralorgan geleitet; wären die Sehnerven nicht gekreuzt, so würden wahrscheinlich die Erregungen, die von nicht zusammenpassenden Teilen der Gesichtsfelder ausgehen, im Gehirn benachbart sein; die Kreuzung aber bewirkt, daß die Erregungen im Zentralorgan ebenso zueinander geordnet sind,



Chamäleons. Oben *Chamaeleon fischeri* Rchw., das Männchen oben, tiefer das Weibchen; unten *Rampholeon brevicaudatus* Mtsch.; beide aus Ostafrika.

wie die Gegenstände, denen sie entsprechen (Abb. 435). Die gleiche Wirkung wird vielleicht im Tintenfischauge durch die Kreuzung der Nervenfasern zwischen Netzhaut und Augenganglion erreicht.

Schließlich sei der Schutzeinrichtungen des Wirbeltierauges mit einigen Worten gedacht: es sind die Augenlider und der Drüsenapparat des Auges. Die Augenlider sind bewegliche Hautfalten, dorsal und ventral in der nächsten Umgebung des Auges; die innere Bekleidung der Falte, von ihrem Rand bis zur Hornhaut, heißt Bindehaut (Konjunktiva), der Raum, den sie auskleidet, Bindehautsack (Konjunktivalsack). Die Lider dienen zum zeitweiligen Lichtabschluß; sie sorgen auch für die Verteilung der Drüsensekrete über der Hornhaut, halten sie damit glatt und verhindern Eintrocknen, Trübung und Rissigwerden ihrer obersten Epithelschichten. Schließlich bilden sie auch einen Schutz gegen mechanische und chemische Reize. Bei den Wasserwirbeltieren, den Fischen und niedrigsten Amphibien, fällt eine ihrer wichtigsten Aufgaben fort, die Anfeuchtung der Hornhaut. Deshalb fehlen sie hier oft ganz; nur manchen Haifischen kommen sie in verschiedener Anordnung zu. Bei den höheren Amphibien, den Sauropsiden und Säugern dagegen sind Augenlider stets vorhanden. Beim Frosch ist das obere Lid unbeweglich, das untere kann über das Auge herübergezogen werden. Sauropsiden und Säuger haben noch ein drittes Augenlid, die Nickhaut; diese ist eine durchscheinende Bindehautfalte mit eigener Muskulatur, die vom inneren (nasalen) Augenwinkel über das Auge gleitet (Abb. 374). Bei den Schlangen sind oberes und unteres Augenlid durchsichtig und mit ihren Rändern verwachsen; so bilden sie einen einheitlichen Vorhang vor dem Auge, die sogenannte Brille. Bei den Vögeln ist das untere Augenlid beweglicher als das obere, das sich nur wenig senkt; bei den Säugern ist das umgekehrt. Die Nickhaut der Sauropsiden ist stets gut ausgebildet und besorgt die Anfeuchtung der Hornhaut in der Hauptsache allein; bei Säugern dagegen ist sie meist zurückgebildet: nur wenige, wie die Huftiere und das Erdferkel (Orycteropus) besitzen eine Nickhaut, die noch ganz über die Hornhaut gleitet; bei den Schweineartigen ist sie noch etwas stärker, bei allen übrigen Säugern sehr gering entwickelt; ihre Aufgabe übernimmt das obere Augenlid. Die Kanten des oberen und unteren Lides werden daher hier mit einem fettigen Sekret versorgt, das eine Benetzung derselben nicht gestattet und somit ein Überlaufen der Tränenflüssigkeit verhindert; das Sekret stammt von den sogenannten Meibomschen Drüsen des Lidrandes.

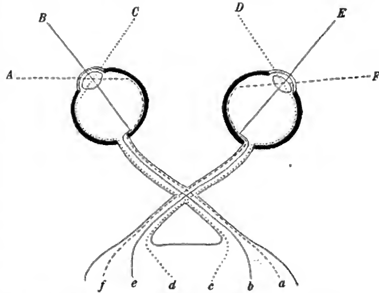


Abb. 435. Schema der Wirkung der Sehnervenkreuzung. Die Erregungen, die in den beiden Netzhäuten durch die Bilder der Lichtpunkte *ABCDEF* hervorgerufen werden, gelangen dank der Kreuzung zu einer entsprechenden Anordnung im Zentralorgan, wie die Lichtpunkte sie haben, *abcdef*, *a* und *f* am weitesten voneinander entfernt, *c* und *d* benachbart.

Der Drüsenapparat des Auges besteht aus verschiedenen Drüsen, die in den Bindehautraum münden: im Nasenwinkel münden die sogenannten Hardersche und die Nickhautdrüse, im Schläfenwinkel die Tränendrüse; erstere haben ein mehr fettiges und

schleimiges Sekret, letztere sondert eine wäßrige Salzlösung ab. Diese Sekrete liefern den Stoff zum Anfeuchten und Geschmeidighalten der Hornhaut. Den Fischen fehlen daher die Augendrüsen ganz; der Frosch hat nur Hardersche Drüsen; bei den Sauropsiden sind beiderlei Drüsen vorhanden. Unter den Säugern haben Fledermäuse, Affen und Menschen nur die Tränendrüsen; bei den Waltieren liegen in beiden Winkeln des Auges Drüsen mit fettigem Sekret, das offenbar zum Schutz des Auges gegen die Einwirkung des Seewassers dient. Das überschüssige und verbrauchte Sekret findet seinen Weg durch den sogenannten Tränennasengang in die Nasenhöhle.

Manche Wirbeltiere besitzen noch ein drittes, unpaares Auge, das sogenannte Parietalauge oder Pinealauge. Es ist ein Organ, das wie die paarigen Augen als Ausstülpung der Hirnwand, und zwar der dorsalen Wand des primären Vorderhirns entsteht. Angelegt wird es in der ganzen Wirbeltierreihe; aber nur bei wenigen Formen scheint es jetzt noch als Sinnesorgan tätig zu sein. Meist ist es mehr oder weniger reduziert und bildet die sogenannte Zirbeldrüse. Als Sehorgan scheint es noch beim Neunauge (Petromyzon) in Funktion zu treten: die proximale Wand des Zirbelbläschens ist pigmentiert und ihre Sehzellen tragen Stäbchen, die aus dem Pigment hervorragen; eine Linse ist nicht vorhanden. Auch bei den Echsen scheint es vielfach noch zu funktionieren; hier ist die distale Wand des Bläschens zur Linse verdickt, die proximale Wand bildet die Netzhaut. Das Parietalauge liegt hier dicht unter oder in einer Durchbohrung des Schädeldaches, dem Foramen parietale, und die über dem Loch liegenden Schuppen sind durchsichtig. Auch bei ausgestorbenen Reptilien und bei den Labyrinthodonten, uralten Amphibienformen der triassischen Ablagerungen, sind Parietallöcher vorhanden, so daß wir auch dort auf die einstige Anwesenheit eines funktionsfähigen Parietalauges schließen können.

Die Sehorgane der Gliederfüßler.

Die Leistungen der Linsenocelle werden also durch Vergrößerung des einzelnen Auges und durch Hinzutreten mannigfacher Hilfsapparate so vervollkommnet, daß schließlich so wunderbar komplizierte Bildungen entstehen, wie wir sie in den Augen der Tintenfische und der Wirbeltiere vor uns haben. Auf anderem Wege wird ein höher ausgebildetes Sehen mit Hilfe von Linsenocellen bei den Gliederfüßlern erreicht: nämlich durch Vermehrung der Einzelocelle. Linsenocelle einfacher Art sind bei den Gliederfüßlern häufig: sie stehen bei den Spinnentieren in einem oder mehreren Paaren auf der Kopfbrust, bei den Insektenlarven in geringer Zahl zu seiten des Kopfes, bei vielen Tausendfüßern sind sie zahlreicher und bilden lockere Anhäufungen, und aus solchen gehen bei einem Tausendfuß, Scutigera, zusammengesetzte Augen hervor. Mit solchen zusammengesetzten Augen, deren Entstehung wir uns ähnlich wie bei Scutigera denken dürfen, sind die meisten Krebse und das unendliche Heer der Insekten ausgestattet.

Die Linsenocelle der Gliederfüßler sind überaus vielgestaltig. Alle aber stimmen, mit ganz wenigen Ausnahmen, darin überein, daß die Linse durch eine bikonvexe Verdickung der das Auge außen überziehenden Kutikula gebildet wird. Mit Rücksicht auf die Entstehung der Netzhaut können wir zwei Grundformen unterscheiden: die Netzhaut ist entweder eine mehr oder weniger einfache Umbildung der unter der Linse hinziehenden Epidermis, oder es sind durch seitliche Überschiebung oder Einstülpung zwei oder drei Zellagen entstanden, deren äußerste die Linse abscheidet, während die zweite zur Netzhaut wird. Die erste Art von Ocellen findet sich bei Tausendfüßern und Insekten (Abb. 436), auch die sog. Nebenaugen der Skorpione und die Ocelle der Wassermilben gehören daher;

die andere Art kommt nur bei Spinnentieren vor (Abb. 437). Als Urbild der einfachen Ocelle kann man den Ocell einer Schwimmkäferlarve (Abb. 415) betrachten, der die Zugehörigkeit der Sehzellen zur Epidermis mit schematischer Deutlichkeit zeigt: im Grunde einer engen Einstülpung liegen die Sehzellen und über ihnen schließen sich die randständigen Zellen der Einstülpung so eng zusammen, daß sie eine zusammenhängende Lage bilden, von der die Linse stammt. Ähnlich sind auch die Ocelle der Tausendfüße gebaut. Die Stirnocelle der Insekten und die Ocelle mancher Insektenlarven zeigen keine einfache Zellage mehr; vielmehr sind hier die Sehzellen aus der Epidermis ausgewandert und liegen mit ihren freien Enden entweder noch zwischen den Epithelzellen (Abb. 436 B) oder ganz unter denselben (Abb. 416), so daß im letzteren Falle eine geschlossene Netz-

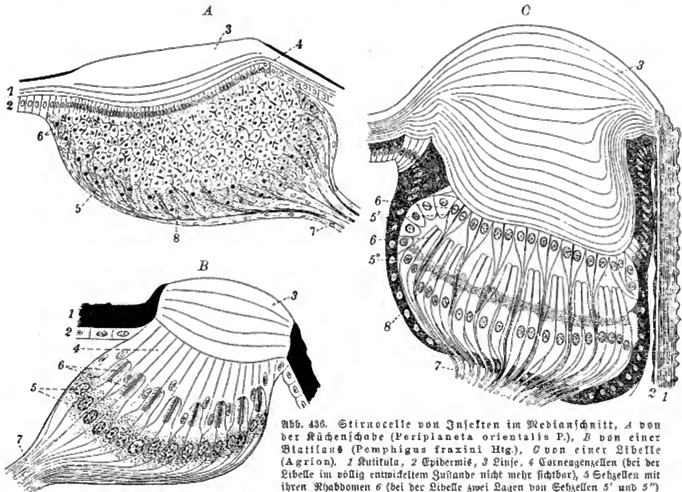


Abb. 436. Stirnocelle von Insekten im Medianschnitt. *A* von der Küchenschabe (Periplaneta orientalis P.), *B* von einer Blattlaus (Pemphigus fraxini Htg.), *C* von einer Libelle (Agrion). *1* Kutikula, *2* Epidermis, *3* Linse, *4* Corneagenzellen (bei der Libelle im völlig entwickeltem Zustande nicht mehr sichtbar), *5* Sehzellen mit ihren Rhabdomen *6* (bei der Libelle zwei Lagen von Sehzellen *5'* und *5''*) und ihren Nervenfortsätzen *7*, *8* Tapetum. *A* und *B* nach Link.

haut unter einer linsenabscheidenden Zellschicht liegt, ähnlich wie es in den Spinnenaugen ist, aber auf anderem Wege entstanden. Das Pigment kann verschieden angeordnet sein; es liegt entweder in den Sehzellen selbst oder in Bindegewebezellen, die den Ocell von der proximalen Seite umgeben.

Die Leistungen der Linsenocelle bei den Gliedertieren sind mannigfach verschieden, je nach deren Ausbildung. Von großer Wichtigkeit ist die Zahl der Sehzellen: wo nur wenige Sehzellen vorhanden sind, wie in den Ocellen der Schmetterlingsraupen, die deren sieben besitzen, oder in denen der Tausendfüße Julus und Lithobius, da wird die Leistung des Einzelocells nicht über ein Richtungssehen hinausgehen. Mit zunehmender Zahl der Sehzellen nimmt auch die Leistung zu; damit aber ein Bildsehen zustande kommt, müssen die Sehzellen in Flächen senkrecht zur Linsenachse nebeneinander geordnet

sein; wo sie ungeordnet unter der kutikulären Linse liegen, wie bei der Küchenschabe (Abb. 436 A) und anderen Geradflüglern, da kann nur an ein Helldunkelsehen und vielleicht noch Richtungssehen gedacht werden. Daß ein Bildsehen stattfindet, ist für die Ocelle der Springspinnen bekannt: für Springspinnen hat das Ehepaar Peckham mit Sicherheit nachgewiesen, daß die Geschlechter sich durch den Gesichtssinn erkennen; das Männchen bemerkt das Weibchen nicht und führt seinen sonderbaren, charakteristischen Liebestanz (Abb. 314) nicht aus, wenn ihm die Augen mit undurchsichtigem Lack verstrichen sind. In einfacher Weise kann man die Reaktionen der Springspinnen auf Lichtreize beobachten, wenn man die Hand in einiger Entfernung vor ihnen hin und her führt; sie

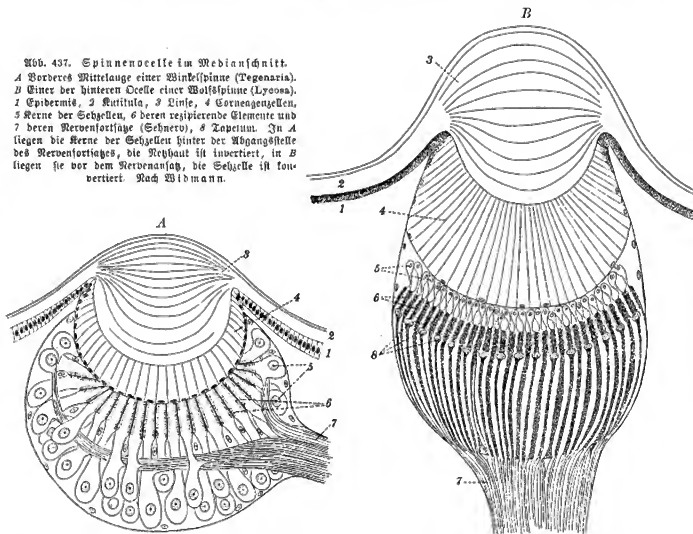


Abb. 437. Spinnenocelle im Medianschnitt. *A* Vorderes Mittelauge einer Winkelspinne (Tegenaria). *B* Einer der hinteren Ocelle einer Wolfsspinne (Lycosa). *1* Epidermis, *2* Kutikula, *3* Linse, *4* Corneagenzellen, *5* Kerne der Sehzellen, *6* deren rezipierende Elemente und *7* deren Nervenfortsätze (Sehnerv), *8* Tapetum. In *A* liegen die Kerne der Sehzellen hinter der Abgangsstelle des Nervenfortsatzes, die Netzhaut ist invertiert, in *B* liegen sie vor dem Nervenansatz, die Sehzelle ist konvertiert. Nach Widmann.

bewegen dann die Kopfbrust entsprechend hin und her, als ob sie der Hand mit den Augen folgten. Von den vier Paar Ocellen, die bei den Spinnen im allgemeinen in zwei oder drei Reihen an der Vorder- und Rückenseite der Kopfbrust stehen, sind es hier jedenfalls die vorderen Mittelaugen, die größten bei den Springspinnen, in denen die Bildrezeption zustande kommt; denn nach einer Berechnung, die für die amerikanische Springspinne Phidippus gilt, bedeckt das Bild eines Quadratzentimeters, der sich in einer Entfernung von 10 cm vom Auge befindet, im vorderen Mittelauge 1444 Stäbchen, in den übrigen Augen jedoch nur 64 bezw. 4 bezw. 49 Stäbchen. Für Springspinnen und Laufspinnen, die ihre Beute im Herumlaufen erjagen und springend ergreifen, ist eine solche Schärfe des Gesichtssinns lebenswichtig; dementsprechend sind ihre Augen im allgemeinen größer, und bei den Wolfsspinnen (Lycosa) ist an den vorderen Mittelaugen ein Muskelpaar

nachgewiesen, das durch gleichzeitige Zusammenziehung die Schicht der Linsenmutterzellen (Corneagenzellen) zusammendrücken und damit die Netzhaut der Linse nähern kann, das Auge also für fernere Gegenstände einstellt. Die lauernden Netzspinnen dagegen, die ihre Beute nicht aufsuchen, sondern von deren Anflug in das Netz durch den Tastsinn benachrichtigt werden, reagieren weit weniger auf optische Reizung.

Weiterhin kommt für die Leistungen der Ocelle der Abstand der lichtrezipierenden Abschnitte der Sehzellen von der Linse in Betracht. Da im allgemeinen diesen Ocellen eine Akkomodationsfähigkeit nicht zukommt, so ist natürlich dieser Abstand entscheidend für die Lage der zugeordneten Entfernungszone. Oben wurde schon der Stirnocell einer Fliege (Abb. 416) geschildert, bei dem ein Abschnitt des Sehepithels für die Nähe, der andere für die Ferne eingestellt ist. In den Stirnocellen der Libellen (Abb. 436 C) liegen sogar zwei Schichten von Sehzellen so gegeneinander verschoben, daß ihre lichtrezipierenden Stiftchensäume von der Linse verschieden weit abstehen: die einen hören da auf, wo die anderen anfangen. Der Erfolg ist, wenn auch die Zahl der Sehelemente in jedem der beiden Niveaus dadurch auf die Hälfte vermindert und damit die Genauigkeit des Bildsehens verringert ist, doch für die besonderen Lebensverhältnisse dieser Tiere wichtig: wenn sich ein Gegenstand, etwa ein Beutetier, der Libelle nähert, so wird sein Bild zuerst die distale Reihe der Stiftchensäume treffen und beim Näherkommen auf die proximale übergehen; dieser Übergang wird eine starke Veränderung des Reizes mit sich bringen, also eine bestimmte Entfernung des Beutetiers mit Nachdruck signalisieren: ein Entfernungssehen eigener Art. Besonders auffällig ist der verschiedene Abstand der sog. Stäbchen von der Linse in den Ocellen der Spinnen (Abb. 437). Die vier, zuweilen drei Paar Ocelle unterscheiden sich durch Größe und Anordnung der Netzhaut: in den vorderen Mittelocellen liegen die rezipierenden Abschnitte der Sehzellen der Linse näher als in den Seitenocellen; jene sind also für fernere, diese für nähere Gegenstände eingestellt. In den hinteren Mittelaugen ist die Netzhaut, wenigstens bei der Kreuzspinne, geteilt: ein vorderer Abschnitt entspricht dem vorderen Mittelauge und dient dem Fernsehen, ein hinterer Abschnitt entspricht den Seitenaugen und dient dem Nahesehen. Die Sehfelder der vier Augenpaare ergänzen sich ziemlich genau, und das Gesamtsehfeld nimmt in der Horizontalebene einen Winkel von 240—270° ein. — In den Ocellen vieler Insekten, z. B. des Steinhüpfers (Machilis), der Libellen und Grillen, und in den für das Nahesehen eingerichteten Ocellen der Spinnen ist ein Tapetum vorhanden, dessen Glanz man bei den Spinnen leicht am lebenden Tier erkennen kann. Seine Bedeutung ist hier ebensowenig klar wie für die Augen der Wirbeltiere.

Die Ocelle der Insektenlarven sind häufig in größerer Zahl vorhanden, fünf bis sechs auf jeder Seite des Kopfes, wie bei den Schmetterlingsraupen, bei vielen Käferlarven oder den Larven mancher Netzflügler; damit wird das Gesamtsehfeld vergrößert und neben dem Richtungssehen auch in beschränktem Maße ein Bewegungssehen ermöglicht. Besonders ausgesprochen ist diese Anhäufung bei vielen Tausendfüßern: während Formen wie die Scolopendra cingulata Latr. der Mittelmeergegenden nur vier Ocelle jederseits haben, diese aber von bedeutendem Umfang, kommen bei unseren Lithobius-Arten 25—40 jederseits vor. Durch derartige Kombination von Richtungsocellen kommt es zu einem Bewegungssehen, das um so deutlicher wird, je größer die Zahl der Einzelocelle ist. Bei dem Tausendfuß Scutigera drängen sich die Ocelle zu seiten des Kopfes derart, daß sich nur noch Spuren anderen Gewebes zwischen sie einschieben: sie platten sich aneinander zu schlanken Pyramiden ab und bilden jederseits ein einheitliches zu-

sammengesetztes Auge. Ebenso muß man sich wahrscheinlich die zusammengesetzten Augen (Abb. 438) der Krebse und Insekten, die in der Regel in einem Paar am Kopfe vorhanden sind, durch Zusammentreten von Linsenocellen entstanden denken, wie sie bei den

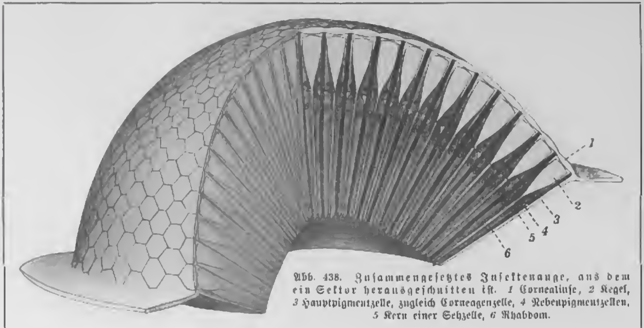


Abb. 438. Zusammengesetztes Insektenauge, aus dem ein Sektor herausgeschnitten ist. *1* Cornealinse, *2* Kegel, *3* Hauptpigmentzelle, zugleich Corneagenzelle, *4* Nebenpigmentzellen, *5* Kern einer Sehzelle, *6* Rhabdom.

Asseln einerseits, bei den Springschwänzen und dem Silberfischchen (Lepisma) andererseits noch getrennt zu seiten des Kopfes vorkommen. Wie das schon bei der engen Gruppierung der Pigmentbecherocelle erörtert wurde, kommt durch das Zusammenwirken zahlreicher Einzelocelle in solchen Augen ein musivisches Sehen zustande.

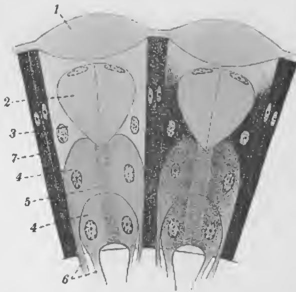


Abb. 439. Zwei Augenkeile eines primitiven zusammengesetzten Arthropodenauges (etwa vom Silberfischchen, Lepisma) schematisch.

1 Cornealinse, *2* Kegelzellen, *3* Corneagenzellen = Hauptpigmentzellen, *4* Sehzellen mit ihren Rhabdomeren *5*, *5* Nervenfortsätze der Sehzellen, *7* Nebenpigmentzellen.

Die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten, auch Facetten- oder Netzaugen genannt, sind in ihrem Aufbau überaus einförmig. Jeder einzelne Linsenocell, jeder Augenkeil besteht aus 13 oder 14 Zellen in stets gleicher Zusammenordnung (Abb. 439): zwei Linsenzellen oder „Corneagenzellen", von denen die kutikulare Linse stammt, vier Kegelzellen, die den lichtbrechenden Kegel zusammensetzen, und sieben bis acht Sehzellen, die sog. Retinula bildend. Die Linsen stoßen dicht aneinander und grenzen sich in meist sechseckigem Umriß gegeneinander ab; dadurch sieht die Oberfläche des zusammengesetzten Auges gefeldert oder „facettiert" aus, worauf der Name Facetten- oder Netzaugen hindeutet. Die Linsenzellen bleiben überall dort unmittelbar unter der Linse liegen, wo die Kutikula des Auges bei der Häutung entfernt wird und neugebildet werden muß; wo dagegen das Facettenauge erst bei dem letzten Entwicklungsstadium auftritt, das sich nicht mehr häutet, also bei allen Insekten mit vollkommener Verwandlung, reichen die Linsenzellen nicht mehr bis unter die Kutikula, sondern entfernen sich

schon während des Puppenzustandes von ihr und sinken in die Tiefe; sie dienen dann nur noch als sog. Hauptpigmentzellen, d. h. sie sind mit körnigem Pigment erfüllt und umgeben die Kegel und den Beginn der Retinula. Auch dort, wo bei den Insekten die Linsenzellen dauernd mit der Kutikula verbunden bleiben, also bei den Formen mit unvollkommener Verwandlung, erstrecken sie sich bis zur Spitze des Kegels, enthalten hier Pigment und dienen als Blendungen (Abb. 439). — Nach der Beschaffenheit der sie zusammensetzenden Kegelzellen kann man verschiedene Arten von Kegeln unterscheiden: Zellkegel, bei denen die Bestandteile ihre Zellnatur unverändert beibehalten; Sekretkegel, wenn die vier Zellen gegen die Linse zu eine kegelförmige Sekretmasse abgeschieden haben; Kristallkegel, wenn der gesamte Inhalt der Zellen in eine Masse von kutikularer Konsistenz und hoher Lichtbrechung umgewandelt ist, der die Kerne distal aufliegen. Dementsprechend teilt man die Augen in acone (mit Zellkegeln), pseudocone (mit Sekretkegeln) und eucone (mit Kristallkegeln) ein; die aconen Augen kommen nur bei Insekten, die pseudoconen bei einigen Krebsen und bei den Zweiflüglern, die euconen bei den meisten Krebsen und unter den Insekten bei den Hymenopteren, Schmetterlingen und vielen Käfern vor. — In der Retinula liegen die Sehzellen so, daß sie ihre rezipierenden Teile, mehr oder weniger umgewandelte Stiftchensäume, der Achse des Augenkeiles zukehren; meist stehen diese hier dicht gedrängt, verschmelzen oft untereinander und bilden einen einheitlichen Stab, das Rhabdom; ja bei manchen Krebsen schieben sich die benachbarten Stiftchensäume so ineinander wie die Borsten zweier gegeneinander gepreßter Bürsten. Die von den Sehzellen ausgehenden Nervenfasern treten gewöhnlich in ein besonderes Sehganglion, das seinerseits mit dem Gehirne verbunden ist. Die einzelnen Augenkeile sind gewöhnlich durch eine wechselnde Menge pigmentierter Epithelzellen, sog. Nebenpigmentzellen, voneinander getrennt und zugleich optisch isoliert; meist enthalten auch die Sehzellen ein körniges Pigment.

Linse und Kegel bilden zusammen den lichtbrechenden Apparat, die Retinula den lichtrezipierenden Teil des Augenkeils. Die Beschaffenheit dieser beiden ist entscheidend für die Art des Sehens im Augenkeil: jener bestimmt das Sehfeld, dieser die Ein- oder Vielheit der gleichzeitig aufgenommenen Reize. Die Zahl der Retinulazellen ist zu gering, als daß in einem Facettenglied für sich allein ein Bildsehen stattfinden könnte; ja die Anordnung der Stiftchensäume, die sich eng zusammenschließen und oft sogar verschmelzen, bringt es mit sich, daß sie alle durch das gleiche Strahlenbündel gereizt und alle sieben Sehzellen in gleicher Weise erregt werden: so nimmt jedes Facettenglied nur einen einheitlichen Reiz auf. Der lichtbrechende Apparat bewirkt, daß nur Strahlen, die ganz oder nahezu parallel zur Achse des Facettengliedes auf die Oberfläche der Linse fallen, zu dem Rhabdom gelangen; diese werden durch die lichtbrechende Kraft der Linse und die Tätigkeit des Zellkegels dem distalen Ende des Rhabdoms zugeleitet. Das geschieht bei den Zell- und Sekretkegeln in der Weise, daß jene Strahlen, so weit sie nicht geraden Wegs zum Rhabdom gelangen, durch wiederholte totale Reflexion an den Wänden des Kegels in dessen verschmälertes Ende, das gerade die Dicke des Rhabdoms hat, hineingelangen; schräger einfallende Strahlen werden durch die Wand des Kegels nicht reflektiert, sondern treten durch sie hindurch in das umgebende Pigment und werden dort absorbiert. In den Kristallkegeln ist der Strahlengang anders: hier ist die Lichtbrechung in der Achse am stärksten und nimmt gegen die Peripherie in konzentrischen Schichten ab. Dadurch werden die einfallenden Strahlen auf gebogenem Wege durch den Kegel geleitet (Abb. 440) und gelangen, falls ihre Richtung nicht sehr von der Achse abweicht (*1*),

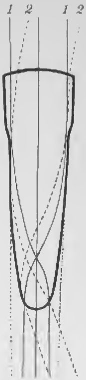


Abb. 440. Strahlengang im (Kristall-) Kegel der euconen Facettenaugen. 1 parallel zur Achse des Kegels einfallende Strahlen und 2 schräg einfallende Strahlen. Nach S. Exner.

nahe der hier stumpfen Spitze des Kegels zum Eintritt in das Rhabdom oder doch in einen Protoplasmastrang, der sie diesem durch totale Lichtbrechung zuleitet; schräger einfallende Strahlen (2) treten seitlich von der Spitze des Kegels aus diesem aus und zwar nach der gleichen Seite, von der sie herkommen, und gelangen so in das umgebende Pigment. So fällt die Begrenzung des Sehfelds etwa zusammen mit der Verlängerung des Kegelmantels, der den Augenkeil begrenzt und, bei günstiger Abstimmung der Brechungsverhältnisse, schließen sich die Einzelsehfelder ebenso eng aneinander wie die Augenkeile. Von einem Punkt vor dem Auge können die Strahlen nur in das Rhabdom desjenigen Augenkeils gelangen, in dessen Sehfeld er liegt oder das ihm, wie wir sagen wollen, zugeordnet ist; die Strahlen, die auf die Nachbarlinsen fallen, werden seitlich abgelenkt und von Pigment verschluckt. Ein Gegenstand vor dem Auge erregt also so viele Augenkeile, als er Einzelsehfelder einnimmt; die Gesamterregung setzt sich musivisch aus den Einzelerregungen zusammen und ist verschieden, je nach der Form des Gegenstandes und der Lichtstärke seiner verschiedenen Abschnitte: wir haben ein musivisches Sehen (Abb. 410).

Je zahlreicher die Augenkeile sind, um so größer ist die Leistungsfähigkeit des Gesamtauges. Bei den Insekten finden wir zuweilen Facettenaugen von außerordentlicher Größe: in einem Auge eines Totenkopfes (Acherontia atropos L.) sind 12400 Augenkeile vereinigt, in dem einer großen Libelle (Aeschna grandis L.) 10000, bei einer Hummel 4000, beim Distelfalter (Vanessa cardui L.) 4500, bei der grünen Laubheuschrecke (Locusta viridissima L.) 2000. Unter verwandten Formen hat die größere Art zahlreichere Augenkeile: der Walker (Polyphylla fullo L.) hat deren 12150, der Maikäfer 5475, der Junikäfer 3700. Fliegende Insekten besitzen sie in größerer Anzahl als ihre nichtfliegenden Verwandten: der männliche Leuchtkäfer (Lampyris splendidula L.) hat in einem Auge 2500, das ungeflügelte Weibchen nur 300 Augenkeile; beim fliegenden Sandlaufkäfer sind es 3150, bei einem gleich großen, flugunfähigen Laufkäfer (Harpalus) nur 700. Bei den Ameisen, wo die Geschlechtstiere fliegen können, die Arbeiter jedoch nicht, haben jene die weit größeren Augen, und zwar die wegen ihres geringeren Gewichtes fluggewandteren Männchen die größten: von Formica pratensis Geer. hat das Männchen 1200, das Weibchen 830, die Arbeiterin nur 600 Augenkeile; Solenopsis fugax Latr. hat im männlichen Geschlechte ihrer 400, im weiblichen 200, bei den Arbeiterinnen gar nur 6—9.

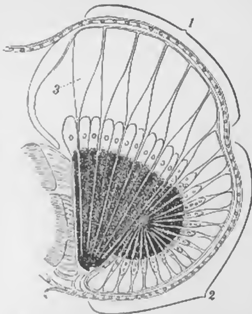


Abb. 441. Medianer Längsschnitt durch das Auge des Wasserflohs Bythotrephes longimanus Leyd. 1 „Frontauge" mit weniger divergierenden Augenkeilen, 2 „Seitenauge", 3 Kristallkegel. Nach Mitz.

Die Leistungsfähigkeit des Facettenauges ist nach zwei Richtungen steigerungsfähig: es kann die Schärfe der rezipierten Bilder und die Größe des Gesamtsehfeldes zunehmen. Die Schärfe der Bilder ist um so größer, je mehr Augenkeile innerhalb eines gegebenen Winkels Platz haben; denn dann wird ein Gegenstand von bestimmter Größe, der sich vor dem Auge befindet,

um so mehr Einzelsehfelder ausfüllen, also eine um so differentere Gesamterregung hervorrufen. Die Schenkel eines Winkels von 40° fassen im Auge eines Windigs (Sphinx convolvuli L.) 50—60 Augenkeile zwischen sich, bei einer großen Libelle (Aeschna cyanea Müll.) deren 30—60, je nach dem Teil des Auges, beim Gelbrand (Dytiscus marginalis L.) höchstens 30, beim Blutströpfchen (Zygaena) 20, bei der Schaumzikade (Aphrophora) 10, beim Ohrwurm (Forficula) sogar nur 5—6. Ein Stab von 1 m Länge in einer Entfernung von etwa 1,4 m vom Auge steht unter einem Winkel von 40°; er wird also beim Windig 50—60 in einer Reihe gelegene Augenkeile erregen usw., und die Deutlichkeit seines Bildes variiert also bei den verschiedenen Insekten in dem Maße, wie es obige Zahlen angeben: er ist also für den Windig zehnmal genauer sichtbar als für den Ohrwurm. Damit beim Menschen ein solcher Stab nur 50 in einer Linie gelegene Elemente im Auge erregt, muß er mindestens 75 m von demselben entfernt sein. Wenn nun in einem zusammengesetzten Auge die Divergenz der Augenkeile vermindert, also die Bildschärfe erhöht wird, ohne daß deren Zahl zugleich zunimmt, dann werden die Achsen der äußersten Augenkeile einen kleineren Winkel miteinander einschließen, das Gesamtsehfeld wird kleiner, und dadurch würde für das Tier ein Nachteil entstehen. Dieser wird vermieden, wenn in dem Facettenauge eine Arbeitsteilung derart eintritt, daß in einem Teil des Auges die Augenkeile stark divergieren, also ein großes Sehfeld beherrschen bei geringer Bildschärfe, während in einem anderen Teil die Divergenz gering und daher die Bildschärfe groß, das Sehfeld aber klein ist (Abb. 441). Bei sehr vielen Insekten, besonders ausgesprochen bei den Libellen, den Männchen der Eintagsfliegen und mancher Fliegen, ist im dorsalen Teile des Auges die Divergenz der Augenkeile geringer, im seitlichen und ventralen aber größer. Die Vergrößerung des Sehfeldes durch Bewegungen des Auges ist bei den Insekten nicht besonders häufig; gerade diejenigen Raubinsekten aber, die für die Erlangung ihrer Beute in der Hauptsache auf ihren Gesichtssinn angewiesen sind, wie die Libellen (Abb. 442), die Gottesanbeterin (Mantis) und die Asiliden unter den Fliegen,



Abb. 442. Wasserjungfer (Libellula quadrimaculata L.). Das untere Tier zeigt die Beweglichkeit des Kopfes. Unten leere Larvenhaut.

besitzen in der überaus großen Beweglichkeit ihres Kopfes ein Mittel, ihre Augen ausgiebig zu bewegen; damit können sie einmal das Sehfeld vergrößern, dann aber — und das ist bei dem an sich schon großen Sehfeld dieser Tiere wichtiger — die Gegenstände fixieren, d. h. ihre Augen so richten, daß das Bild auf die Stelle geringster Divergenz der Augenkeile, d. h. die Stelle deutlichsten Sehens fällt. Selbständige Beweglichkeit der Augen finden wir bei den höheren Krebsen, von den Spaltfußkrebsen an; bei ihnen stehen die Augen auf der Spitze beweglicher Stiele (Abb. 380, S. 621).

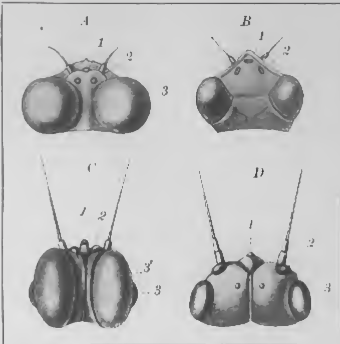


Abb. 443. Köpfe von männlichen und weiblichen Eintagsfliegen *A* und *B* von Baetis fluminum Pict., *C* und *D* von Cloë rhodani Pict.
1 unpaares und *2* paarige Stirnocelle, *3* Facettenauge, bei *C* in das „Turbanauge" *3'* und das Seitenauge *3"* geteilt. Nach Pictet.

Ein großer Nachteil des zusammengesetzten Auges gegenüber den Linsenocellen ist seine geringe Lichtstärke. Die Menge des zu den Sehzellen gelangenden Lichtes hängt von der Größe der lichteinlassenden Fläche, also der Linsenoberfläche ab: diese ist bei gewöhnlichen Ocellen, wie den Larven- und Stirnocellen der Insekten, viel bedeutender als bei den Augenkeilen, deren Gestalt infolge ihrer zusammengedrängten Stellung im Facettenauge sehr schlank und deren Oberfläche sehr gering geworden ist. Die Linsenflächen der Augenkeile werden bei gleichem

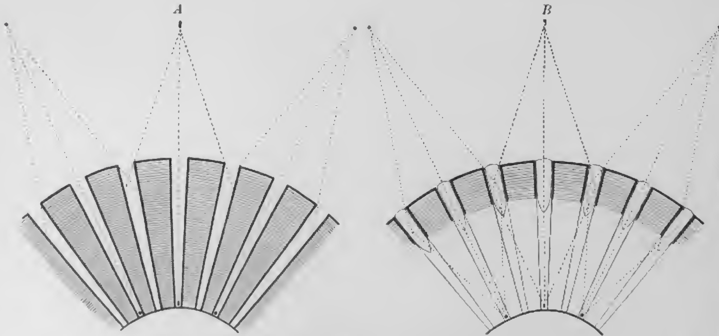


Abb. 444. Schematische Darstellung des Strahlenganges im zusammengesetzten Auge. *A* Appositionssehen, *B* Superpositionssehen. Abgeändert nach Matthießen.

Krümmungsradius der Augenoberfläche um so kleiner, je weniger die Augenkeile divergieren, je genauer also ihre Bildrezeption wird. Diesem Nachteil ist in solchen Fällen durch Verlängerung der Augenkeile nachgeholfen: in dem Auge des Krebschens Bytho-

trephes (Abb. 441) sind die dorsalen, wenig divergierenden Augenkeile doppelt so lang als die seitlichen, stärker divergierenden, und ähnlich ist es bei den Männchen vieler Eintagsfliegen und mancher Fliegen, z. B. Bibio marci L.; äußerlich macht sich das in mächtiger Auftreibung der Facettenaugen beim Männchen bemerkbar (Abb. 443), und es kann der dorsale Teil als „Turbanauge" sich deutlich gegen den ventralen abheben (*B*).

Die Vermehrung der Lichtmenge, die von einem Punkte zu dem zugeordneten Rhabdom gelangt, wird bei euconen Facettenaugen noch auf eine andere Weise erreicht. Die Bildrezeption kommt im aconen Facettenauge nur mit Hilfe der Pigmentblendungen zustande, die die Facettenglieder optisch isolieren (Abb. 444 A); ohne diese würden zu jedem Rhabdom außer den zugeordneten Strahlen noch so viele „fremde" Strahlen aus Nachbarsehfeldern gelangen, daß ein differenzierter Gesamtreiz nicht zustande kommen könnte. Es gibt aber eucone Augen, in denen die Verhältnisse anders liegen. Beim Leuchtkäferchen (Lampyris) sind die Kristallkegel mit den Linsen verwachsen, und es kann daher der lichtbrechende Apparat des ganzen Auges im Zusammenhange präpariert und von den Weichteilen losgetrennt werden. Exner hat hieran gezeigt, daß dieser Apparat auch ohne Pigmentblendungen ein vollständig einheitliches, scharfes Bild entwirft, das er sogar auf mikrophotographischem Wege festhalten konnte. Diese Eigentümlichkeit beruht auf der oben schon geschilderten Weise, wie die Kristallkegel das Licht brechen; ihre Brechkraft ist so abgemessen, daß Strahlen, die von einem Punkte ausgehen, zu dem zugeordneten Rhabdom nicht bloß durch den zugeordneten Kristallkegel, sondern auch durch dessen Nachbarkegel gelangen: anstatt des nur auf eine Linsenoberfläche auffallenden Lichtes kommt daher die sechsfache oder achtzehnfache Lichtmenge mehr zu dem Rhabdom, je nachdem nur die zunächst oder auch die in zweiter Linie benachbarten Kristallkegel für diese Strahlenbrechung in Betracht kommen. Schematisch ist das in Abb. 444 B deutlich gemacht. Bilder, die so gleichsam durch Übereinanderlagerung von Strahlenbündeln aus verschiedenen Kristallkegeln zustande kommen, hat Exner Superpositionsbilder genannt, die Bilder im gewöhnlichen Facettenauge dagegen Appositionsbilder; in solchem Sinne können wir kurz von Superpositionsaugen und Appositionsaugen sprechen.

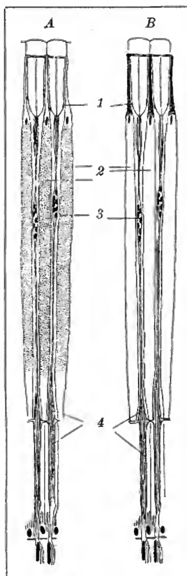


Abb. 445. Pigmentverschiebungen in den Facettenaugen einer Eule (Plusia).
A Lichtstellung, *B* Dunkelstellung. *1* Kerne der Hauptpigmentzellen, *2* Nebenpigmentzellen, *3* Kerne der Sehzellen, *4* Rhabdom.

Damit Superpositionsbilder in einem Facettenauge entstehen können, müssen außer dem Vorhandensein entsprechend abgestimmter Kristallkegel noch andere Bedingungen erfüllt sein. Die Rhabdome müssen so weit von den Kristallkegeln entfernt sein, daß die von verschiedenen Kegeln her konvergierenden zusammengehörigen Strahlen auf ihnen zur Vereinigung kommen. Der Raum zwischen den Spitzen der Kegel einerseits und den Rhabdomen andererseits muß frei von Pigment sein. Solche Superpositionsaugen treffen wir bei den Nachtschmetterlingen, vielen Käfern und zahlreichen Krebsen. In ihren Augen kommt die Pigmentfreiheit in jener Zwischenzone dadurch zustande, daß das

Pigment in den Nebenpigmentzellen, die die Augenkeile umgeben, wandert (Abb. 445). In hellem Sonnenlichte (*A*) füllt es die ganzen Zellen (*2*) aus und isoliert die Augenkeile: das Sehen ist ein einfaches Appositionssehen; bei solcher Lichtfülle würde durch Superposition eine zu große Helligkeit entstehen, die Rhabdome würden zu stark gereizt, gleichsam geblendet werden. Im Dämmerlichte (*B*) dagegen wandert das Pigment gegen die Augenoberfläche, häuft sich zwischen den Kristallkegeln an und gibt die mittlere Zone für die durchgehenden konvergenten Strahlen frei. Strahlen, die unter kleinerem Winkel

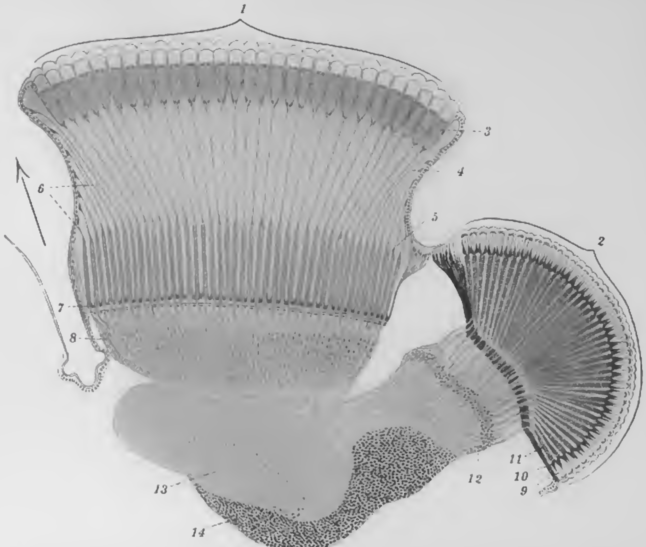


Abb. 416. Schnitt durch das zweiteilige Auge einer männlichen Eintagsfliege (Cloëon dipterum L.). *1* Frontauge, *2* Seitenauge, *3* Kristallkegel, *4* fadenförmige Abschnitte der Sehzellen, die unter der Spitze der Kristallkegel die Kerne enthalten, *5* Rhabdom, *6* randständige Augenkeile ohne Kristallkegel, *7* Pigmentzellen, *8* Sehganglion, *9* Kegel des Seitenauges, *10* Hauptpigmentzellen, *11* Retinula, *12* Sehganglion des Seitenauges, *13* Punktsubstanz und *14* Zellmasse des Gehirnganglions. Der Pfeil zeigt die Richtung der Medianebene des Kopfes.

auf die Rhabdome fallen, werden durch totale Reflexion in diesen festgehalten und durchlaufen sie ganz; Strahlen dagegen, die von ferneren Kristallkegeln kommen und daher das Rhabdom unter größerem Winkel treffen, gehen einfach schräg durch dasselbe hindurch und haben keine nennenswerte Erregung zur Folge. In den Augen der Tiefseekrebse, deren ewig dunkle Umgebung nur von den Leuchtorganen der Tiefseeorganismen ein schwaches Licht erhält, fehlen die trennenden Pigmentwände überhaupt (Abb. 447).

Indem, wie aus Exners Versuch hervorgeht, im Superpositionsauge die Summe der lichtbrechenden Apparate der Augenkeile wie eine einheitliche Linse wirkt, haben die einzelnen Augenkeile ihre funktionelle Selbständigkeit eingebüßt; die Einheit des zu-

sammengesetzten Auges, die beim Appositionsauge erst durch die Verknüpfung der Einzelerregungen im Augenganglion ihren Ausdruck findet, wird hier schon bei der Aufnahme der Reize verwirklicht. Morphologisch besteht zwar auch hier noch durchaus eine Vielheit zusammengeordneter Einheiten; denn zu jedem Rhabdom gehört eine besondere Linse, ein Kristallkegel, die bestimmte Zahl von Hauptpigmentzellen und die Hülle der Nebenpigmentzellen. Aber auch diese morphologische Vielheit geht in einzelnen Fällen verloren: bei den Turbanaugen der Männchen mancher Eintagsfliegen (Abb. 446) und bei manchen Spaltfußkrebsen der Tiefsee, z. B. Stylocheiron (Abb. 447), sind in dem dorsalen Abschnitt der Superpositionsaugen ein großer Teil der Kristallkegel zurückgebildet (*6* in Abb. 446); die vorhandenen sind stärker entwickelt und stellen zusammen die „Linse" dar für die Überzahl von Rhabdomen, die, ursprünglich jedes ein Teil eines besonderen Augenkeils, jetzt nebeneinanderstehend eine einheitliche Retina bilden, der die Rezeption des von der Gesamtheit der Kristallkegel entworfenen Bildes obliegt. Damit ist hier aus dem zusammengesetzten Auge ein völlig einheitlicher Sinnesapparat geworden.

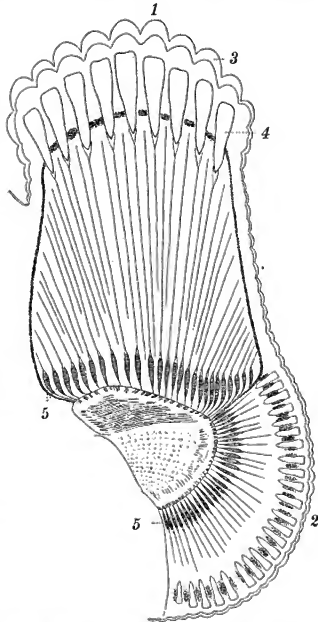


Abb. 447. Geteiltes Facettenauge des Tiefseekrebses Stylocheiron.
1 Frontauge, mit großer Bildschärfe, aber kleinem Sehfeld, *2* Seitenauge, mit geringer Bildschärfe aber großem Sehfeld, *3* Cornealinsen, *4* Kristallkegel, *5* Rhabdome. Nach Chun.

So ist das zusammengesetzte Auge trotz der Gleichförmigkeit in der Zusammenordnung der Zellen durch die unendliche Zahl der auftretenden Besonderheiten, von denen hier nur der wichtigsten gedacht werden konnte, ein Proteus an Vielgestaltigkeit und bietet eine solche Fülle von Verschiedenheiten, daß der Kenner bei genauer Untersuchung eines Auges unbekannter Herkunft nicht nur angeben kann, zu welcher Ordnung, ja oft sogar zu welcher Gattung es gehört, sondern meist auch aus der besonderen Gestaltung seine Schlüsse auf die Lebensweise des betreffenden Tieres ziehen kann.

Die geringe Lichtstärke der Facettenaugen bietet uns wohl auch die Erklärung dafür, daß neben ihnen bei vielen Insekten noch Stirnocelle in der Zwei- oder Dreizahl vorkommen (Abb. 448). Die Linse der Stirnocelle ist viel größer als die Linse eines Augenkeils; sie sind daher viel lichtstärker. Bei Insekten mit Superpositionsaugen finden wir daher keine oder nur rudimentäre Stirnocelle. Es scheint, daß die Stirnocelle ganz besondere Funktionen haben, die nicht bei allen Insekten notwendig dieselben zu sein brauchen. Der besondere Bau dieser Organe bei den Libellen und vielen Fliegen, den wir oben geschildert haben, zeigt uns, daß sie hier wohl für das Entfernungssehen von

Wichtigkeit sind. Bei anderen stehen sie offenbar in enger Beziehung zur Flugbewegung; wenn nämlich in Gruppen, wo im allgemeinen Stirnocelle vorhanden sind, bei einer und derselben Art geflügelte und ungeflügelte Individuen vorkommen, so besitzt das geflügelte Tier Stirnocelle, dem ungeflügelten fehlen sie. Die ungeflügelten Männchen des Feigeninsekts (Blastophaga grossorum Grav.) und die ungeflügelten Weibchen der Bienenameise (Mutilla) haben keine Stirnocelle, das geflügelte Geschlecht dagegen besitzt solche; die geflügelten Geschlechtstiere der Ameisen besitzen Stirnocelle, den flügellosen Arbeitern fehlen sie; die ungeflügelten Generationen der Blattläuse sind ohne, die geflügelten Generationen derselben Art mit Stirnocellen. Am nächsten liegt wohl die Annahme, daß die Flieger diese Organe zur Orientierung beim Flug, zur Erhaltung der richtigen Körperhaltung brauchen, wie ja auch Tintenfische, deren Statocysten außer Funktion gesetzt sind, mit Hilfe ihrer Augen sich in der rechten Lage erhalten und erst zu rollen beginnen, wenn sie auch geblendet sind. Die schräg nach oben und seitlich gerichteten seitlichen Stirnocelle empfangen bei richtiger Haltung in gleicher Weise helles Licht vom Himmel; bei Schrägstellung des Körpers wird aber der eine von ihnen gegen den Horizont gerichtet sein, also weit weniger Licht erhalten. Bei hellem Tage mögen wohl die Facettenaugen in gleicher Weise wirken, bei Dämmerung aber sind dazu nur die Superpositionsaugen fähig, für Appositionsaugen reicht das Licht nicht aus. Das Bestreben, beide seitliche Stirnocelle oder beide Facettenaugen so einzustellen, daß sie gleiches Licht bekommen, erklärt uns vielleicht auch den Flug der Dämmerungsinsekten gegen eine Lampe; denn nur wenn ihre Körperachse gegen die Lampe gerichtet ist, werden beide Seiten des Kopfes in gleicher Weise beleuchtet.

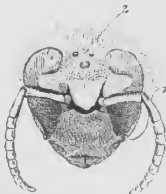


Abb. 418. Kopf einer Hornissenarbeiterin (Vespa crabro L.) etwas von oben gesehen 1 Facettenauge, 2 die drei Stirnocelle.

Durch die Versuche Lubbocks und Hermann Müllers ist bewiesen, daß Bienen für Farbenunterschiede zugänglich sind. Sie stellten Schälchen mit Honig auf verschiedenfarbige Papierunterlagen, vertauschten dann die Plätze des Honigs und konnten dabei beobachten, daß die Tiere beim Zurückkommen zum Anlockungsmittel zunächst auf die betreffende Farbe zuflogen, auch wenn der Honig inzwischen von dort weggenommen oder mit einer andersfarbigen Unterlage versehen war. Neuere Versuche, die an Insekten und Krebsen ausgeführt worden sind und die im zweiten Band ausführlicher dargestellt werden sollen, zeigen, daß die Fähigkeit, Farben zu unterscheiden, bei Tieren mit Facettenaugen weit verbreitet ist.

7. Zusammenwirken der Sinnesorgane.

Wenn wir die Sinnesorgane nach ihren Leistungen gesondert behandelt haben, so darf darüber nicht vergessen werden, daß ihre Tätigkeit eine gemeinsame ist, und daß sie sich bei der Aufgabe, das Tier zu orientieren und zu sichern, vielfach unterstützen und ergänzen, ja daß häufig die gleiche Tätigkeit des Körpers durch verschiedenartige Sinnesorgane ausgelöst und in ihrer Ausführung kontrolliert wird. Manche uns einheitlich erscheinende Sinneswahrnehmungen kommen nur durch die gleichzeitige Tätigkeit verschiedener Sinnesorgane zustande: so sind an der Beurteilung der Nahrung, die wir kurz als Schmecken bezeichnen, neben dem Geschmackssinn in hervorragendem Maße der Geruchs- und der Tastsinn beteiligt, und manche Wahrnehmungen, die man dem Gesichts-

sinn zuzuschreiben geneigt ist, können ohne Beteiligung des mechanischen Sinnes nicht zustande kommen, wie das Abmessen von Strecken mit den Augen, wobei Sinnesorgane in den Augenmuskeln eine erhebliche Rolle spielen. Nicht selten können mehrere Sinnesorgane in gleicher Weise zusammenarbeiten: die Kontrolle der Körperhaltung während des Schwimmens bei den Tintenfischen wird zugleich von den Statocysten und den Augen geübt, und wenn man eines dieser Organe außer Funktion setzt, vermag das andere für sich allein den Dienst zu versehen; erst wenn beide ausgeschaltet sind, treten Bewegungsstörungen auf. Ebenso steht die Gehbewegung des Menschen unter gemeinsamer Kontrolle des Gesichts- und des Tastsinnes; Patienten, die durch Erkrankung den Tastsinn eingebüßt haben, vermögen mit Hilfe der Augen allein ihren Gang zu regulieren; aber im Dunkeln, oder wenn man ihnen die Augen verbindet, sind sie hilflos.

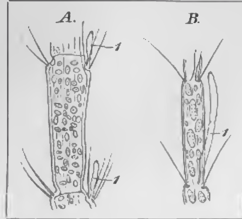


Abb. 449. Fühlerglied vom Flußflohkrebs (*A*) und vom Höhlenflohkrebs (*B*) mit hellen Kolben. Organen des chemischen Sinnes (*1*). Nach W. A. Nagel.

Wie sich hier normalerweise die Sinne unterstützen und in Notfällen vertreten, so kann auch unter gewissen Lebensbedingungen ein Sinn ständig für den anderen eintreten und erfährt dann meist eine bedeutende Förderung in seiner Ausbildung. So sind viele Höhlentiere blind oder besitzen nur ganz wenig ausgebildete Augen; zum Ersatz dafür sind die Organe des chemischen und mechanischen Sinnes leistungsfähiger geworden. Bei dem höhlenbewohnenden Flohkrebs (Gammarus puteanus C. L. Koch) sind die Nervenendigungen an den einzelnen Körperanhängen weit reicher entwickelt als bei den augenbegabten Gammariden: die hellen Kolben der Fühler sind größer (Abb. 449), die Tastborsten länger, und auf dem Kopfe und Rücken trägt das Tier kapselartige, mit Härchen versehene Sinnesorgane, die den sehenden Verwandten fehlen. Blinde Höhlenspinnen (z. B. Stalita) haben sehr lange zarte zierliche Beine mit langen Borsten. Bei der im Dunkel der Ameisenhaufen lebenden Ameisengrille (Myrmecophila acervorum Panz.) sind die Augen klein, die Fühler dagegen, die Träger der Riechorgane, mächtig entwickelt, während bei anderen Grillen bei normalgroßen Augen die Fühler schmächtig sind (Abb. 450). Bei dem blinden Höhlenfisch (Amblyopsis spelaeus Kay) Nordamerikas fand Leydig

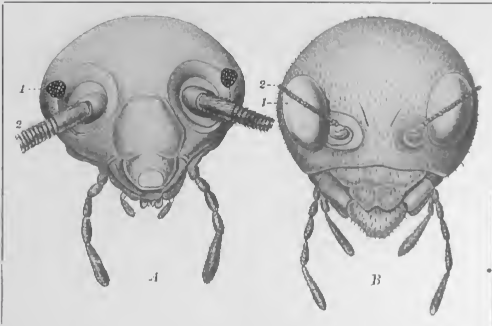


Abb. 450. Kopf der Ameisengrille (*A*) und einer typischen Grille (Nemobius, *B*). *1* Auge, *2* Fühler (Stumpf). *A* 10fach, *B* 18fach vergrößert. Nach Schimmer.

eine überreiche Ausbildung von Geschmacksknospen an den Kammleisten des Kopfes. Der ungemeine Nervenreichtum der Maulwurfschnauze muß ebenfalls für die mangelnde optische Orientierung des Tieres ergänzend eintreten. Ähnlich ist es bei Tiefseetieren: bei manchen blinden Tiefseekrebsen, z. B. Eryoniden, ist der Körper mit einem ganzen Pelz von Sinneshärchen übersät, der anderen Krebsen fehlt, und diejenigen Tiefseekrabben, bei denen die Augen rückgebildet sind, zeigen vor allen anderen lange und mit zahlreichen langen Sinneshaaren besetzte äußere Antennen.

Ja wir brauchen nach solchen korrelativen Ergänzungen der einzelnen Sinnesapparate gar nicht so weit zu suchen: die gewaltige Ausbildung des Sehorgans bei den Vögeln unter schwacher Entwicklung des chemischen Sinnes und die verhältnismäßig geringe Entwicklung des Gesichtssinns vieler Säuger bei hoher Leistungsfähigkeit des Riechorgans zeigen genau das gleiche gegenseitige Eintreten. Sicher wäre ja ein Nebeneinander vorzüglicher Seh- und Riechorgane für ein Tier noch vorteilhafter; aber das scheint in einem Organismus nicht erreichbar zu sein, sondern nur in der Vereinigung verschiedenartiger Organismen, wie des Blinden und Lahmen in der Fabel: so findet man die gut witternden Zebras und die gut sehenden Strauße zu Herden vereinigt, denen die doppelte Wachsamkeit der Nasen und Augen erhöhte Sicherheit gewährt.

C. Die effektorischen Nerven.

Gegenüber der ungeheuren Vielgestaltigkeit der rezeptorischen Nervenendorgane, die uns bisher beschäftigt haben, sind die effektorischen Nerven von einer großen Einförmigkeit. Wir unterscheiden sie als motorische oder Muskelnerven, durch deren Reizung ein Muskel zur Zusammenziehung veranlaßt wird, und als sekretorische oder Drüsennerven, deren Reizung die Drüsen zur Tätigkeit anregt. Außerdem kennen wir aus physiologischen Versuchen noch die sogenannten Hemmungsnerven, durch deren Reizung Muskelkontraktionen verhindert werden, wie die zum Herzen gehenden Fasern des Nervus vagus oder die sogenannten gefäßerweiternden Nerven. Bedeutendere morphologische Unterschiede zwischen diesen Nervenapparaten sind nicht vorhanden: die Zellkörper der betreffenden Neuronen liegen meist in den Zentralorganen, und die freien Enden der Nervenfasern bilden teils Endverästelungen, teils Fibrillennetze. In den motorischen Nervenendigungen legen sich die Endverästelungen der Nervenfasern, die bei Wirbeltieren ihre Markscheide zuvor verloren haben, den Muskelfasern an und wirken durch Kontakt auf sie; in zahlreichen Fällen liegen die Endfäserchen mit Sicherheit im Sarkoplasma der Muskelfasern; aber bei den Wirbeltieren sollen nach den, allerdings nicht unbestrittenen Angaben gewissenhafter Forscher die motorischen Endigungen dem Sarkolemm der Muskelfaser außen anliegen, also durch dieses vom Sarkoplasma und der kontraktilen Substanz getrennt sein. Den sogenannten Endplatten, die als Differenzierungen der Schwannschen Scheide der Nerven bei den höheren Wirbeltieren an der Verbindungsstelle von Nerv und Muskel auftreten, scheint keine wesentliche Bedeutung zuzukommen. In den Drüsen der Wirbeltiere werden die einzelnen Drüsenzellen von einem Netz feinster Nervenfäserchen umsponnen, die zwischen die Zellen eindringen. — Von der Endigung der Hemmungsfasern weiß man anatomisch nichts.

Rezeptorische und effektorische Nervenfasern sind histologisch bisher nicht zu unterscheiden. Dagegen sind einige Unterschiede in ihrer Widerstandsfähigkeit gegen Eingriffe und ihrer Reaktion auf Reizungen festgestellt; da man aber dabei keine Beziehungen zu ihrer besonderen Verrichtung erkennen kann, so mögen sie hier übergangen werden.



Koboldmaki (Tarsius spectrum Geoffr.

D. Die Nervenzentren.

1. Allgemeines.

Die Verbindung der rezeptorischen mit den effektorischen Leitungsbahnen, und damit also die Verbindung der reizaufnehmenden Oberflächen mit den Organen geschieht durch die Vermittlung der Nervenzentren. Ihnen gegenüber werden jene Leitungsbahnen als periphere, und zwar die rezeptorischen als zentripetale, die effektorischen als zentrifugale Bahnen bezeichnet. Die Nervenzentren stellen Komplikationen vor, die in die einfachen strangförmigen Nervenbahnen eingeschaltet sind. Diese Komplikationen bestehen in Aufsplitterungen der Nervenfasern, wie sie bei Verbindung der Neuronen untereinander auftreten, und in Zellkörpern der Neuronen, den sogenannten Ganglienzellen. Sie unterscheiden sich von den peripheren Bahnen dadurch, daß die Neurofibrillen den gestreckten, parallelen Verlauf, den sie in den Nervenfasern zeigen, aufgeben und unter wiederholten Teilungen und z. T. auch gegenseitigen Verbindungen Endbäumchen, Gitter und Netze bilden. Wie das morphologische Verhalten, so ist in der Regel auch das physiologische Geschehen in den Zentren ein andres als in den peripheren Gebieten des Nervensystems. Diese Modifikationen sind nicht in allen Zentren genau die gleichen; aber es sind gewisse gemeinsame Züge vorhanden, die überall wiederkehren, während andre Eigentümlichkeiten nur den Zentren der höher entwickelten Tiere zukommen.

In den peripheren Bahnen geschieht die Leitung mit einer bestimmten Geschwindigkeit und bei gleichen Reizen in gleicher Weise, wenn nicht durch Ermüdung die Erregbarkeit und Leitungsfähigkeit abnimmt. Im Zentrum dagegen erleidet ganz allgemein die Reizleitung eine Verzögerung. Ferner haben gleiche Reize nicht immer die gleiche Wirkung. Es ist für den Reizerfolg in den Zentren durchaus nicht gleichgültig, was vorher geschehen ist oder sich gleichzeitig noch abspielt; ein Reiz, der an sich erfolglos sein würde, kann wirksam werden, wenn er sich in schneller Folge öfters wiederholt: die Reize summieren sich gleichsam; und ein Reiz, der für sich allein ungenügend wäre, kann einen Erfolg haben, wenn gleichzeitig noch ein anderer Reiz einsetzt, der allein auch ohne Reizerfolg bleiben würde: dieser bahnt jenem gleichsam den Weg; umgekehrt kann in andren Fällen durch einen gleichzeitigen Reiz bewirkt werden, daß ein für sich ausreichend starker Reiz ohne Erfolg bleibt, gehemmt wird. Diese Tatsachen der Reizsummation, Bahnung und Hemmung weisen darauf hin, daß die mannigfach verbundenen Elemente der Nervenzentren in ihren Reaktionen in ausgedehntem Maße beeinflußt werden, daß sie gleichsam Umstimmungen erfahren durch Vorgänge, die vorwiegend in andren Teilen des Zentrums sich abspielen. Auch sonst entspricht die Reizwirkung nach Größe und Dauer nicht dem Reiz: ein geringer Reiz kann große, ein kurzer länger andauernde Wirkung hervorrufen. Während sich in einer Nervenfaser die Erregungen sehr schnell folgen können, ist im Zentrum das Verhalten anders: sofort nach einem erfolgreichen Reize ist eine erneute Reizbeantwortung häufig nicht möglich, sondern es währt eine gewisse Zeit, bis ein neuer Reiz wirken kann; häufig aufeinander folgende oder kontinuierliche Reize werden daher in bestimmten Zwischenräumen beantwortet, so daß rhythmische Bewegungen entstehen. Reizt man z. B. bei einem Kaninchen den Nerven eines Muskels mit Induktionsströmen von 43 Schlägen in der Sekunde, so zuckt der Muskel im gleichen Rhythmus; reizt man dagegen das Rückenmark mit Strömen gleicher Frequenz, so zuckt der Muskel nur 20mal in der Sekunde.

Diese und andere Eigentümlichkeiten der Reizleitung und Reizbeantwortung bilden die Grundlage für zahlreiche Erscheinungen im Nervenleben der Tiere. Die Eigenschaft der zentralen Wege, in ihren Reaktionen durch frühere Reize modifiziert zu werden, ist im Grunde nur quantitativ verschieden von dem, was uns in Assoziation, im Lernen durch Übung, in Erinnerung entgegentritt. Die Verschiedenheit des Reizerfolgs, je nach den begleitenden Reizen, die Anpassungsfähigkeit des Handelns wurzeln in solchen Eigentümlichkeiten der Zentren. Freilich was hier der Träger solcher Eigentümlichkeiten ist: ob die Ganglienzellen, die man früher für den Sitz der geistigen Fähigkeiten, der Erinnerungsbilder, der Gedanken zu erklären pflegte, ob die mannigfachen Verästelungen und Verknüpfungen der leitenden Fibrillen in und zwischen den Zellen Beziehungen dazu haben, ob vielleicht auch die Unterbrechungen der Kontinuität in den Bahnen, wie viele sie annehmen, eine wichtige Rolle spielen — ob all dieses zusammenwirkt oder nur das eine oder andre, und noch andres hinzukommt, darüber können wir noch nichts aussagen.

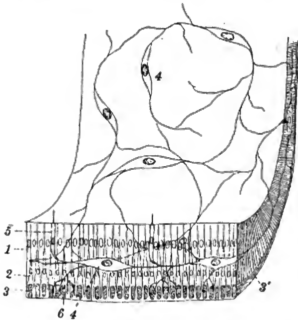


Abb. 451. Epidermis eines Coelenteraten mit eingezeichnetem intraepithelialem Nervennetz. Das Epidermisstück ist so gebogen gedacht, daß man es oben von der Fläche, unten auf dem Querschnitt sieht. 1 Epidermiszelle, 2 Epithelmuskelzelle mit ihrem kontraktilen Abschnitt, der bei 3 quer-, bei 3' längsgetroffen ist, 4 intraepitheliale Neuronen, deren Fortsätze anastomosieren, mit den Nervenfortsätzen der Sinneszellen 5 verbunden sind und freie Enden 6 an die Muskeln senden.

Die Nervenzentren aller Tiere werden zwar aus gleichartigen Bausteinen, den Neuronen, aufgebaut; aber diese sind in verschiedener Weise zusammengeordnet. Im einfachsten Falle sind die Elemente ganz oder doch nahezu gleichmäßig über den Körper des Tieres oder doch einen großen Teil desselben verteilt: wir haben eine diffuse Anordnung der zentralen Elemente; diese Form des Nervenzentrums stellt sich als die primitivste und phylogenetisch älteste dar. Die Zellen liegen in einer Ebene angeordnet; sie besitzen meist mehrere Fortsätze, die einander gleichwertig sind und werden durch diese zu einem Netz verbunden (Abb. 451). Lange leitende Bahnen, wie sie uns aus dem Nervensystem der meisten Tiere bekannt sind, fehlen in einem solchen Netze; die Zellfortsätze gehen stets nur zu den Nachbarneuronen. In das Netz treten die Fasern von den rezeptorischen Zellen des Epithels ein, und motorische Fasern gehen von ihm zu den benachbarten Muskeln. Dem diffusen Nervennetz steht die kompakte Form des Gangliennervensystems (Abb. 452) gegenüber: die Zellkörper der vermittelnden und effektorischen Neuronen sind auf enge Gebiete, die sogenannten Ganglienknoten oder einfach Ganglien, beschränkt; auch die Körper der rezeptorischen Neuronen liegen z. T. mit ihnen vereint, teils aber liegen sie an der Peripherie und senden nur ihre Achsenfortsätze (5) in die Ganglien hinein. Die Ganglienzellen stehen in der Umgebung eines Nervenfilzes, des sogenannten Neuropils, das durch die Durchflechtung ihrer Dendriten entsteht; hier treten sie durch die Dendriten in Beziehungen zueinander, die, entsprechend dieser Anordnung, viel mannigfaltiger sind als im Nervennetz; daher sind auch die Reaktionsmöglichkeiten viel zahlreicher. Von den effektorischen Neuronen treten die Achsenfortsätze aus den Ganglien heraus, bilden mehr oder weniger lange Nervenbahnen und stellen die Verbindung mit den Muskeln und Drüsen her. Hier haben wir also eine viel augenfälligere Trennung von zentralem und peripherem Nervensystem.

Entsprechend dem Bau der Nervennetze breiten sich die Erregungen in ihnen verhältnismäßig langsam nach allen Richtungen aus und nehmen dabei an Stärke ab, so daß bei schwächerem Reiz die Erregung auf die nächste Umgebung des Reizortes beschränkt bleibt; eine leichte Reizung des Fangarmes eines Süßwasserpolypen (Hydra) z. B. bewirkt, daß sich dessen Muskeln zusammenziehen. Dagegen wird im Gangliennervensystem die Erregung durch Vermittlung der zentralen Neuronen bestimmten langen effektorischen Bahnen zugeführt und damit eine schnelle Reizbeantwortung an besonderen Stellen veranlaßt, die je nach der Natur des Reizes verschieden und oft von dem Orte der Reizaufnahme weit entfernt sind. Es kann eine Reizung der Rückenhaut des Frosches durch Säure eine wischende Abwehrbewegung der Hintergliedmaße hervorrufen.

Man stellt sich die Leistungen des zentralen Nervensystems so vor, daß die Dendriten des rezeptorischen Neurons zu denen eines effektorischen Neurons in Beziehung stehen und die Erregung auf dieses übertragen; durch die Weiterleitung der Erregung im effektorischen Nerven wird dann das von ihm versorgte Organ zur Tätigkeit veranlaßt. Das ist der einfachste Reflexbogen (Abb. 453). Es können aber auch mehr als zwei Neuronen zusammengekoppelt sein, indem zwischen den rezeptorischen und effektorischen noch ein oder mehrere verbindende, assoziative Neuronen eingeschaltet sind. Ja, es können diese beiden Wege nebeneinander bestehen und die Erregung kann je nach den Umständen den näheren oder den weiteren Weg laufen, was natürlich auf die Art der Reizbeantwortung nicht ohne Einfluß ist.

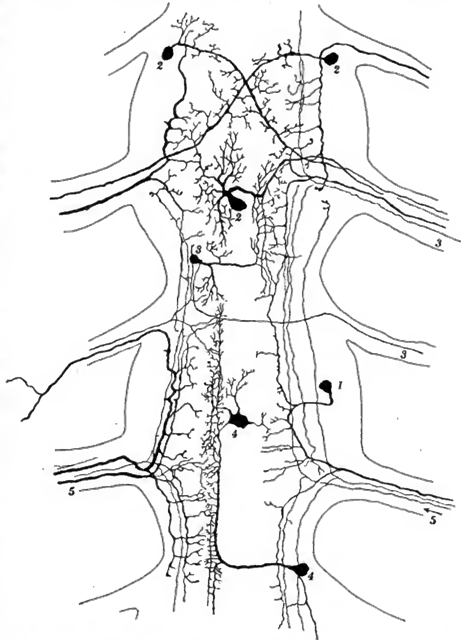


Abb. 452. Zwei Bauchmarkganglien eines Regenwurms, in denen einzelne Neuronen elektiv gefärbt sind.
1—4 Ganglienzellen mit verschiedenem Verhalten ihrer Fortsätze, vgl. Text S. 716, 5 zentripetale Nervenfasern. Nach Retzius.

Die einfachste Beantwortung des von einem rezeptorischen Neuron aufgenommenen Reizes durch Muskel- oder Drüsentätigkeit wird als Reflex bezeichnet. Der Begriff des

Reflexes ist zunächst mit Rücksicht auf den Menschen gebildet und soll die Reizbeantwortungen bezeichnen, bei denen Wille und Bewußtsein nicht beteiligt sind: so z. B. die Verengerung der Pupille des Auges bei zunehmender Helligkeit oder die Absonderung von Speichel und Magensaft bei Reizung der Geschmacksnerven. Es ist klar, daß sich mit einer solchen Definition bei allen Tieren außer beim Menschen nichts anfangen läßt; denn Wille und Bewußtsein sind uns nur durch Selbstbeobachtung bekannt, sie lassen sich nicht objektiv feststellen und können überhaupt nicht Gegenstand naturwissenschaftlicher Untersuchung sein. Wir müssen sie als Parallelerscheinungen auffassen, die einen Teil unserer Nerventätigkeit begleiten, aber wir können uns keine Vorstellung davon machen, daß etwas Immaterielles materielle Veränderungen in uns herbeiführt. Einen Sinn können wir nur dann damit verbinden, wenn wir annehmen, daß der körperliche Vorgang, der dem Bewußtsein und Willen parallel geht, zugleich die Ursache jener Handlung ist, die wir als den Erfolg unserer bewußten Überlegung oder unseres Wollens anzusehen gewöhnt sind. Daß ein solcher Erregungsvorgang durch eine andre Veranlassung als einen — äußeren oder inneren — Reiz hervorgerufen wird, können wir uns nicht denken. Jedenfalls besteht jenseits dessen, was als Reflex bezeichnet werden muß, noch eine kompliziertere Nerventätigkeit; aber eine gegenseitige Abgrenzung ist hier unmöglich.

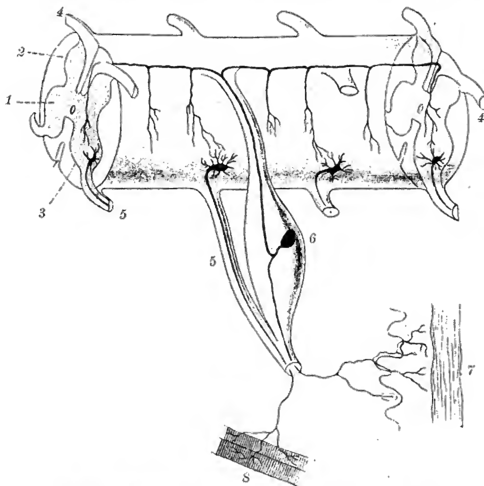


Abb. 453. Schema des Reflexbogens im Wirbeltierrückenmark.
1 graue Substanz und 2 weiße Substanz des Rückenmarks, 3 ventrales „Horn" der grauen Substanz, das die motorischen Ganglienzellen enthält, 4 sog. dorsale Wurzel und 5 ventrale Wurzel der Rückenmarksnerven, 6 Spinalganglion. Eine Erregung der freien Nervenendigungen in der Haut 7 gelangt durch den Neuron, dessen Zellkörper im Spinalganglion (6) liegt, in das Rückenmark, und zwar durch die dorsale Wurzel des Rückenmarksnerven; die Endbäumchen dieses Neurons treten zu den Fortsätzen von motorischen Ganglienzellen (z. B. bei 3) in Beziehung und übertragen dadurch die Erregung auf den zugehörigen effektorischen Neuron, dessen Endverzweigungen einem Muskel (8) aufliegen; die dorthin gelangende Erregung bewirkt Zusammenziehung des Muskels.

Bei vielen einfach organisierten Wirbellosen läßt sich das gesamte Nervenleben in einzelne, stets wiederkehrende Reflexe zerlegen. Diese sind von verschiedener Art: wir können individuelle und generelle Reflexe unterscheiden. Individuelle Reflexe haben besondere aufnehmende und ausführende Apparate und verlaufen auf bestimmten Bahnen: einer jeden Art Reizung entspricht ein besonderer Erfolg; die oben angeführten (Pupillenverengerung, Speichelabsonderung) sind solche. Bei generellen Reflexen dagegen ist es gleichgültig, wo die Erregung entsteht und wo sie durch Tätigkeit beantwortet

wird, stets läuft der Reflex in der gleichen Weise ab, nur an einer anderen Stelle. Solch verbreitetes Vorkommen der generellen Reflexe über den ganzen Körper weist auf ein diffuses, nicht differenziertes Nervensystem hin: sie sind an das Vorhandensein von Nervennetzen gebunden. Wo sie bei Tieren neben individuellen Reflexen vorkommen, da ist auch ein Nervennetz neben dem Gangliennervensystem vorhanden. So kann in jedem Teil der Sohle unserer Nacktschnecke Limax die wellenförmig fortschreitende Kontraktion, wie bei der Lokomotion, durch Reiz hervorgerufen werden, auch wenn das Stück herausgeschnitten ist; diese Kontraktion entsteht eben unter dem Einfluß des Nervennetzes, das hier unter der ganzen Sohle sich ausdehnt. — Niedere Tiere, die nur ein Nervennetz besitzen, zeigen ausschließlich generelle Reflexe; dagegen haben höhere Tiere mit gut ausgebildetem Gangliennervensystem eine reiche Gliederung des Reflexlebens.

Das Vorhandensein verschiedener, ja z. T. verschieden gebauter Nervenzentren bei vielen Tieren regt die Frage an, in welcher Weise die Arbeit zwischen diesen geteilt sei. Beim Regenwurm z. B. hat jeder Körperringel auf der Bauchseite ein Ganglion, und die benachbarten Ganglien sind der Länge nach durch leitende Bahnen miteinander verbunden; außerdem liegt im ersten Ringel über dem Schlunde das sogenannte Cerebralganglion. Die Bewegungen der Körpermuskulatur beim Kriechen werden ausschließlich durch die Bauchganglien beherrscht; aber jedem Ganglion entspricht nur ein begrenzter Bezirk der Leibeswand, der nach Zerstörung des Ganglions gelähmt ist: die Ganglien sind koordiniert. Das Cerebralganglion spielt dabei keine besondere Rolle. — Bei der Libelle ist die Anordnung des zentralen Nervensystems ebenso. Hier wird der rhythmische Ablauf der Einzelbewegungen bei Flug und Gang durch die Bauchganglienkette beherrscht; aber eine geköpfte Libelle, die durch das Köpfen des Cerebralganglions beraubt ist, fliegt nicht ab, sie kann nur durch bestimmte Reize zu entsprechender Bewegung ihrer Flügel gebracht werden; sie zu Gehbewegungen zu veranlassen, ist nur möglich, wenn die Beine durch gewisse Vorrichtungen experimentell gedehnt und so wieder zur Beugung angeregt werden; sie klammert sich im übrigen mit den Beinen fest an. Das Cerebralganglion hemmt bei normalen Libellen diesen Klammerreflex in gegebenem Falle und ermöglicht so das Eintreten der Gehbewegungen; es scheint wie den Beginn so auch die Richtung des Marsches und Fluges zu beherrschen. Die Bauchganglienkette ist dem Cerebralganglion untergeordnet. — Bei den Wirbeltieren werden die komplizierten Bewegungen des Darmes in den Einzelheiten ihres Rhythmus und ihres Fortschreitens durch ein Nervennetz, den sogenannten Auerbachschen Plexus der Darmwand bestimmt und sind an dessen Vorhandensein gebunden; die Regulation dieser Bewegungen aber, die Bemessung der Tätigkeit und Ruhe dieses niederen Zentrums geschieht durch übergeordnete Zentren: die Anregung und Hemmung wird durch den Nervus vagus und den N. splanchnicus vom Rautenhirn bzw. Rückenmark aus vermittelt.

2. Anordnung des Nervensystems bei den Wirbellosen.

Eine fast ausschließliche Herrschaft der Nervennetze sehen wir bei den Coelenteraten, und zwar am reinsten bei den festsitzenden Formen, den Hydropolypen und Scyphopolypen, als deren Vertreter uns der Süßwasserpolyp Hydra einer- und die Aktinien andrerseits beschäftigen sollen. Das Nervennetz liegt bei allen Coelenteraten innerhalb des Epithels, zwischen den basalen Abschnitten der Epithelzellen, und ist so der Muskelschicht,

die sich direkt an das Epithel anschließt, unmittelbar benachbart. Die Zellen des Netzes sind aus Epithelzellen hervorgegangen und zeigen diesen Ursprung öfters noch durch ihre Gestalt: ihr Zellkörper streckt sich bisweilen noch weit gegen die Oberfläche des Epithels herauf (Abb. 363). Bei den Aktinien ist die Dichte des Netzes nicht überall gleich; an den Armen und in der Gegend um deren Ansatz, also in den äußeren Teilen der Mundscheibe, liegen die Zellen enger beieinander als an der übrigen Körperoberfläche. Auch in den basalen Teilen des Darmepithels sind Nervenzellen vorhanden, von denen jedoch nicht bekannt ist, wie sie dorthin gelangen: wahrscheinlich sind sie ektodermalen Ursprungs und dorthin eingewandert. — Höher steht die Gestaltung des Nervensystems bei den freischwimmenden Medusen. Hier ist das Nervennetz in der Hauptsache auf die Schirmunterseite oder Subumbrella und den Mundstiel beschränkt, während der Oberfläche des Schirmes mit den Muskeln und Sinnesorganen auch die Nervennetze zu fehlen scheinen. Dazu gesellen sich aber noch lange Bahnen, die zu der Lagerung der Sinnesorgane Beziehungen haben: bei den Hydromedusen läuft ein doppelter Nervenring am Schirmrand entlang, bei den Scyphomedusen (Rhizostoma) sind die einzelnen Hauptsinnesbezirke, die Umgebungen der Randkörper, durch arkadenartig angeordnete, im Epithel der Subumbrella verlaufende Nervenzüge verbunden. Es sind hier schon Zentralisierungen eingetreten: bei den Hydromedusen ist der Nervenring besonders reich an Ganglienzellen, bei den Scyphomedusen die acht Randkörperbezirke.

Der verschiedenen Anordnung des Nervensystems entsprechen nun auch, wie Versuche zeigen, ungleiche Leistungen. Da sich in den Nervennetzen die Erregung nach allen Seiten ausbreitet, dabei aber schnell an Kraft abnimmt, so bleibt ein schwächerer Reiz auf ein kleines Gebiet beschränkt, er wird gleichsam zerstreut; starke Reize dagegen setzen die gesamte Muskulatur des Körpers in Bewegung. So kann man bei Hydra durch Reizung mit ganz schwachen elektrischen Strömen, die für den Menschen nicht wahrnehmbar sind, den Körper zur Zusammenziehung bringen, ohne daß die ausgestreckten Fangarme eingezogen werden, oder man kann durch Reizung eines einzelnen Armes diesen allein zur Kontraktion veranlassen, während die übrigen Arme ausgestreckt bleiben. Bei einer Seerose, Cerianthus, zeigt sich die diffuse, überall gleichwertige Beschaffenheit des Nervensystems darin, daß jedes herausgeschnittene Stück der Körperwand, jeder abgeschnittene Fangarm noch tagelang ebenso reagiert, als wenn er mit dem unverletzten Tier in Verbindung stände. Berührt man einen Fangarm des entfalteten Cerianthus, so zieht sich dieser allein zusammen; schneidet man ihn mit einem schnellen Scheerenschnitt ab, so kontrahiert sich der Stumpf, aber das übrige Tier bleibt ruhig. Starke Reizung aber bewirkt sowohl bei Hydra wie bei Cerianthus blitzschnelles Zusammenziehen des ganzen Körpers und Einziehen der Fangarme.

Ein ausgezeichnetes Beispiel dafür, wie diese einfachste Form des Nervensystems doch imstande ist, „zweckmäßige“ Reflexe zu vermitteln, bietet uns ein Versuch Nagels an Carmarina hastata Haeck., einer Hydromeduse. Wenn man mit einem zweckmäßig gebogenen Glasfaden eine beliebige Stelle der Schirmunterseite berührt, so erfolgt ein kräftiger Ausschlag des Magenstiels nach der Seite hin, wo die Berührung stattfand, „wie ein Rind mit dem Schwanze nach einer es belästigenden Fliege schlägt“. Der Magenstiel schlägt ebenso nach der Stelle, wo ein herumschwimmendes Beutetier, ein Krebschen oder dgl., die Subumbrella berührt hat, also in geeigneter Richtung um der Beute habhaft zu werden. Bei der diffusen Ausbreitung des Reizes durch die Nervennetze muß gerade von der Seite, die der berührten Stelle zugekehrt ist, die Erregung

zum Magenstiel gelangen und die Kontraktion seiner Längsmuskeln auf dieser Seite veranlassen: so erklärt sich die Richtung des Ausschlags sehr einfach.

Der Beginn der Zentralisation im Nervensystem macht sich bei den Scyphomedusen auch in der Funktion bemerkbar. Die rhythmischen Bewegungen der Schwimmglocke einer Rhizostoma hören auf, wenn man sämtliche Randkörper mit den zunächst benachbarten Bezirken entfernt. Mechanische Reizungen werden von dem so verstümmelten Tiere stets nur mit einer einzigen Zusammenziehung beantwortet. Bleibt aber nur ein Randkörperbezirk mit dem Schirm in Verbindung, so erfolgen die Schwimmbewegungen wie beim unverletzten Tier in regelmäßiger Folge: durch die von jedem Randkörper ausgehenden langen Bahnen und langsamer durch das Nervennetz wird die Erregung, die vom Randkörperbezirk ausgeht, allen Teilen des Schirms übermittelt.

Auch bei den Rippenquallen, die den Coelenteraten nahestehen, bilden Nervennetze den Hauptteil des Nervensystems. Wo sonst Nervennetze vorkommen, ist daneben noch ein Gangliennervensystem mit langen Bahnen vorhanden; sie finden sich dann an Stellen, wo eine diffuse, sich über das ganze Organ gleichmäßig verteilende Ausbreitung einer Erregung angebracht ist, wie in der Darmwand bei Wirbeltieren, wo sie der Peristaltik vorstehen, oder an den Gefäßen der Wirbeltiere; ferner sind sie auch unter der Haut der Stachelhäuter, der Plattwürmer (Abb. 454 B) und andrer Würmer aufgefunden, unter der Haut von Krustaceen und Raupen und unter derjenigen der Mollusken.

Ein Gangliennervensystem, wie es für das Zustandekommen komplizierterer Reflexvorgänge unendlich viel günstiger ist, kommt von den Plattwürmern an aufwärts vor. Die Zentralisierung desselben ist bei verschiedenen Formen mehr oder weniger weit fortgeschritten. In den ursprünglichsten Fällen erstreckt sich das Zentralorgan durch den ganzen Körper, und es sind dann nur verhältnismäßig kurze Nervenbahnen nötig, um die Verbindung von Zentrum und Peripherie herzustellen, wie bei vielen Würmern (Abb. 454 A). Im Falle äußerster Konzentration dagegen ist das ganze Zentralorgan auf einen engen Raum zusammengedrängt und sendet lange Nervenbahnen bis in die äußersten Teile des Körpers, ein Zustand, der bei den Tintenfischen seinen Höhepunkt erreicht. Die Verschiedenheiten in der Ausbildung der einzelnen Körperabschnitte sind maßgebend für die Verschiedenheit der zugehörigen Teile des Zentralorgans: bei den Ringelwürmern, die aus gleichwertigen Körperringeln bestehen, sind auch die einzelnen Ganglien gleichwertig; bei den Mollusken (Abb. 455) dagegen sind die lokalen Einzelzentren verschieden. Die Größe der lokalen Ganglien nimmt im gleichen Maße zu oder ab wie die Ausbildung der von ihnen innervierten Organe. Ein besonderer Fall dieser allgemeinen Erscheinung ist die starke Anhäufung von Nervenmasse am Vorderende des Tieres, im Kopf. Dieser Teil geht bei der Ortsbewegung voran und enthält gewöhnlich den Mund; daher stehen hier die Hauptsinnesorgane, die über die wechselnden Objekte der Umgebung einerseits, über die Beschaffenheit der aufzunehmenden Nahrung andrerseits Nachricht geben, also die Augen und die Organe der chemischen Sinne. Diese müssen untereinander und mit den übrigen Zentren in Verbindung gesetzt werden und daraus erklärt sich die Entstehung von „Gehirnen“ an dieser Stelle.

Am wenigsten fortgeschritten ist die Zentralisation des Nervensystems bei den Plattwürmern, als deren Vertreter hier die Strudelwürmer betrachtet werden sollen (Abb. 454). Zwei seitliche Nervenstämme durchziehen den flachen Körper von vorn nach hinten, in ihrem ganzen Verlauf mit Ganglienzellen besetzt, die der Fasermasse oder „Punktsubstanz“ der Stämme außen aufliegen; die Stränge sind durch querverlaufende Nervenbündel

verbunden, so daß eine Anordnung entsteht, die man bezeichnenderweise Strickleiternervensystem genannt hat. Das ganze System liegt der Bauchseite genähert, weil dort die Muskulatur am stärksten entwickelt und wegen der Berührung mit dem Untergrund die Reizaufnahme am lebhaftesten ist. Am Vorderende ist die Nervenmasse vermehrt: die beiden Nervenstränge schwellen an und verschmelzen miteinander zu dem sogenannten Gehirn. Das Gehirn und die Längsstämme stehen mit netzartigen Nervengeflechten, die sich nahe der Rücken- und Bauchseite ausbreiten (Abb. 454B), in Verbindung. Wie die Masse des „Gehirns" gegenüber derjenigen der Längsstämme nur wenig vermehrt ist, so scheint auch seine Bedeutung für die Funktion des Körpers keine besonders hohe zu sein. Das geht aus den Zerschneidungsversuchen hervor, die mit Strudelwürmern angestellt sind. Trennt man eine Planarie, einen Süßwasserstrudelwurm, durch einen Messerschnitt quer durch, so kriechen beide Hälften weiter, genau wie vorher, ohne daß ein Unterschied in der Bewegung der hinteren, die kein „Gehirn" enthält, gegenüber der vorderen bemerkbar ist. Bei den höher entwickelten Polycladen des Meeres jedoch scheint die Rolle des „Gehirns" bedeutender zu sein: wenn man den gleichen Versuch hier macht, so zeigt es sich, daß das Stück ohne „Gehirn" in seiner Fähigkeit zu selbständiger Fortbewegung gegenüber dem anderen beeinträchtigt ist. Wie sehr jeder Körperabschnitt die für seine Verrichtungen notwendigen Neuronen in sich enthält, geht aus der Tatsache hervor, daß man Planarien in eine Anzahl Stücke zerschneiden kann, die alle wie ganze Tiere weiterkriechen, weiterleben und sich wieder zu vollkommenen Individuen auszuwachsen vermögen.

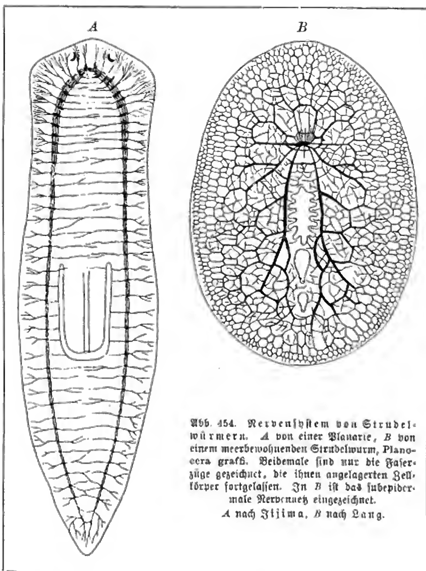


Abb. 454. Nervensystem von Strudelwürmern. *A* von einer Planarie, *B* von einem meerbewohnenden Strudelwurm, Planocera graffi. Beidemale sind nur die Faserzüge gezeichnet, die ihnen angelagerten Zellkörper fortgelassen. In *B* ist das subepidermale Nervennetz eingezeichnet. *A* nach Ijima, *B* nach Lang.

Das Nervensystem der Schnurwürmer (Nemertinen) ist dem Strickleiternervensystem der Strudelwürmer in den Grundzügen ähnlich. Nur sind die vorderen Anschwellungen der seitlichen Längsstämme, die Gehirnganglien, weit umfangreicher. Auch sind die Ganglien beider Seiten nicht völlig miteinander verschmolzen, sondern durch dorsale und ventrale, den Schlund umgebende Nervenverbindungen, sogenannte Konnektive, miteinander verknüpft.

Die außerordentliche Mannigfaltigkeit der Organisation, der wir im Kreise der Mollusken begegnen, spiegelt sich auch in der Verschiedenheit des zentralen Nervensystems bei diesen Tieren wieder. Die niedrigsten Mollusken, die Wurmschnecken (Solenogastres) und Käferschnecken (Chitonen), haben ein Nervensystem, das auffällig an das Strickleiternervensystem der Strudelwürmer erinnert; bei den Tintenfischen dagegen treffen wir die höchste Zentralisierung des Nervensystems, die in der Tierreihe überhaupt vorkommt.

Bei den Käferschnecken (Abb. 455 A) sind vier Längsnervenstämme vorhanden, das eine Paar mehr seitlich, das andre ventral gelegen, die Ganglienzellen sind über die ganze Länge der Stämme verteilt. Die beiden Stämme jeder Seite vereinigen sich am Vorderende und sind mit denen der anderen Seite durch eine über den Schlund verlaufende Nervenmasse verbunden, die ebenfalls Ganglienzellen enthält. Die ventralen Stämme sind unter sich und mit den seitlichen durch Verbindungsstränge, sogenannte Kommissuren, vereinigt.

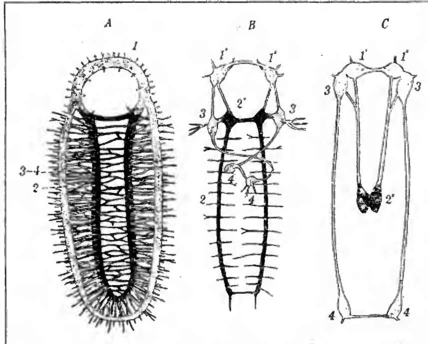


Abb. 455. Nervensystem einer Käferschnecke (A, Chiton) einer Schnecke (B, Patella) und einer Muschel (C, Nucula), schematisiert.
1 Gehirnring, 1' Gehirnganglion, 2 Pedalstrang, 2' Pedalganglion, 3–4 Pleurovisceralstrang, 3 Pleuralganglion, 4 Visceralganglion.

Aus einem solchen wenig zentralisierten Nervensystem hat sich das der Schnecken entwickelt: die Ganglienzellen, ihre Dendriten und die Endbäumchen entfernter Neuronen sammeln sich an einzelnen Stellen der zwei Strangpaare zu scharfumgrenzten Ganglienknoten, und die Verbindung zwischen diesen wird jetzt nur noch durch Nerven, d. i. Bündel von Nervenfasern ohne Einlagerung von Zellkörpern hergestellt. Die meisten dieser Ganglien, die entsprechend der Paarigkeit der ursprünglichen Nervenstämme ebenfalls paarig sind, liegen am Vorderende: die Cerebral-, Pedal- und Pleuralganglien gruppieren sich im Kopf um den Schlund herum und bilden mit den sie verbindenden Querkommissuren und Längskonnektiven einen Schlundring; die Parietalganglien liegen an der Basis der Kiemen, die oder das einheitliche Visceralganglion unter dem Enddarm (Abb. 455 B). Von den Pleuralganglien geht zu den Parietal- und von dort weiter zu den Visceralganglien jederseits ein Verbindungsstrang, der in seiner Erstreckung wohl dem seitlichen Nervenstamm der Chitonen gleichzusetzen ist. Die Asymmetrie des Schneckenkörpers, die durch die Umlagerung des Mantelkomplexes von hinten nach der Seite und vorn bewirkt wird (vgl. oben), hat auch eine entsprechende Verschiebung des bei den Chitonen symmetrisch verteilten Nervensystems zur Folge: die Verbindungsstränge, die von dem Parietal- zum Visceralganglion gehen, sind bei vielen Schnecken gekreuzt.

Mit dem Zusammentreten der Neuronen zu bestimmt umgrenzten Ganglien ist hier zugleich eine scharfe Arbeitsteilung zwischen den Ganglien verknüpft. Das Cerebral-

ganglion ist vor den anderen dadurch bevorzugt, daß es mit den Hauptsinnesorganen verbunden ist, den Fühlern, Augen und Statocysten; es nimmt vor den übrigen eine übergeordnete Stellung ein, indem es ihre Funktionen nach Bedarf zu steigern oder zu hemmen vermag; außerdem innerviert es die Muskulatur der Schnauze, des Rüssels und der Lippen. Das Pedalganglion beherrscht die Fortbewegung; an Lungenschnecken ist ermittelt, daß es mit dem Nervennetz der Fußsohle durch Nerven verbunden ist und dessen Tätigkeit regulatorisch beeinflußt; die peristaltischen, wellenförmig fortschreitenden Kontraktionsbewegungen der Sohle werden durch jenes Nervennetz selbständig beherrscht und finden auch an ausgeschnittenen Sohlenstückchen von Limax auf Reiz hin statt. Eine Nacktschnecke, der durch Abschneiden des Kopfes der Schlundring weggenommen ist, vermag noch zu kriechen; aber es fehlt die Möglichkeit, die Bewegung zu hemmen oder ihre Richtung zu ändern. Vom Pleuralganglion geht die Innervierung des Mantels und des Spindelmuskels aus; das Parietalganglion entsendet Nerven zu den Kiemen, das Visceralganglion zu den Eingeweiden.

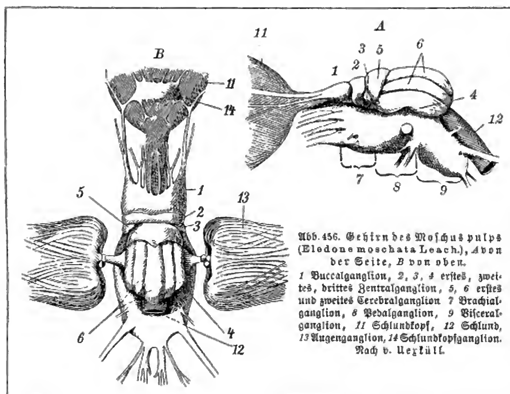


Abb. 456. Gehirn des Moschuspulps (Elodone moschata Leach.), *A* von der Seite, *B* von oben.
1 Buccalganglion, *2*, *3*, *4* erstes, zweites, drittes Zentralganglion, *5*, *6* erstes und zweites Cerebralganglion *7* Brachialganglion, *8* Pedalganglion, *9* Visceralganglion, *11* Schlundkopf, *12* Schlund, *13* Augenganglion, *14* Schlundkopfganglion. Nach v. Uexküll.

Die Muscheln sind einerseits in ihren Bewegungen sehr einseitig und träge und ihre Nahrungsaufnahme verlangt wenig Aktivität; andrerseits ist die Menge ihrer Sinnesorgane nur gering, da die ganz umschließenden Schalen sie von der Umwelt trennen und nur in wenige Beziehungen zu ihr treten lassen. Dem entspricht die schwache Ausbildung der Zentralorgane, die sonst in den Hauptpunkten denen der Schnecken vergleichbar sind (Abb. 455 C): das Cerebral- und Pleuralganglion, die einander anliegen, treten viel mehr zurück als bei andren Mollusken, und auch das Pedal- und Visceralganglion sind mäßig stark entwickelt. Bei den Formen, deren Fuß zurückgebildet ist, wie Auster und Kammuschel, ist auch das Pedalganglion fast ganz geschwunden.

Dagegen erreichen die nervösen Zentralorgane ihre höchste Ausbildung unter den Mollusken bei den gewandten, kräftigen und lebhaften Tintenfischen, die nach ihrem ganzen Benehmen unter den Wirbellosen wohl die höchste Stelle einnehmen. Bei den Zweikiemern, auf die wir uns beschränken, sind die Nervenzentren zu einer gewaltigen, den Schlund umgebenden Ganglienmasse (Abb. 456) zusammengedrängt und, bei dem Mangel einer schützenden Schale, gegen äußere Verletzungen durch eine dicke knorplige Hülle gesichert. Das Herantreten eines Teils des Fußabschnittes, nämlich der Arme,

an den Kopf (Abb. 63 C) hat diese Konzentration wahrscheinlich sehr gefördert. Die ziemlich einheitlich aussehende Masse ist durch ihre Lagerung um den Schlund in eine Ober- und Unterschlundmasse gesondert, die jederseits durch zwei starke Konnektive verbunden sind und wieder in eine Anzahl paariger Ganglien zerfallen. Die Unterschlundmasse besteht aus den Brachial-, Pedal- und Visceralganglien; in der Oberschlundmasse läßt die genauere Untersuchung ein Buccal-, drei Zentral- und zwei Cerebralganglienpaare unterscheiden. Die Verrichtungen der einzelnen Abschnitte sind uns speziell für den Moschuspulp (Eledone moschata Leach.) durch v. Uexkülls Untersuchungen bekannt geworden. Brachial- und Pedalganglien besorgen die Innervierung der Arme und des Trichters; die Visceralganglien versorgen die Eingeweide mit Nerven und enthalten ein automatisch tätiges Atemzentrum mit besonderer Lokalisation der Aus- und Einatmung; das Buccalganglion innerviert den Mundapparat. Ihre Wirkungsgebiete sind aber durchaus umgrenzt. Dagegen sind die Zentralganglien jenen vielfach übergeordnet: von hier aus werden die kräftigen Schwimmbewegungen, die ja mit dem Wasserwechsel beim Atmen verknüpft sind, durch Beeinflussung der Visceralganglien ausgelöst; das erste Zentralganglion steht dem Freßakt vor, veranlaßt die richtige Folge der einzelnen Teilhandlungen und reguliert sowohl das Festhalten der Beute mit Hilfe der Saugnäpfe wie die Kaubewegungen; das zweite und dritte Zentralganglion leiten unter Vermittlung von Pedal- und Brachialganglion das Schreiten und Tasten mittels der Arme und das Steuern beim Schwimmen. In ihnen finden sich unter anderm auch die Zentren für den Farbwechsel, und zwar ganz nahe dem hinteren Konnektiv: wenn man dieses auf einer Seite durchtrennt, wird das Tier auf dieser Seite streng halbseitig weiß, da die Chromatophorennerven von ihrem Zentrum abgetrennt sind; diese Farbwechselzentren sind wiederum mit dem Sehganglion und dem ihm anliegenden kleinen Stielganglion verknüpft und können von hier aus gereizt werden. So verbinden die Zentralganglien Wirkungen, die an verschiedenen Stellen lokalisiert sind, zu zusammengesetzten Verrichtungen. — Allen diesen Ganglien aber scheinen die Cerebralganglien übergeordnet zu sein, indem sie, der Verschiedenheit der Reize und dem Wechsel der äußeren Lebensbedingungen entsprechend, die Reaktionen des Tieres fördern oder hemmen durch die in ihnen enthaltenen Hemmungszentren. Eine Eledone, bei der diese Ganglien entfernt sind, benimmt sich sehr aufgeregt; alle Reflexe treten sehr leicht ein; sie ist, im Gegensatz zu normalen Individuen, viel in Bewegung und wechselt fortwährend die Farbe.

In anderer Weise als bei den Mollusken ist bei den geringelten Articulaten, unter welchem Namen Ringelwürmer und Arthropoden zusammengefaßt werden, die Spezialisierung eines primitiven Zentralnervensystems vor sich gegangen. Man kann sich das Nervenzentrum dieser Tiere aus einem Strickleiternervensystem, wie es die Strudelwürmer besitzen, in der Weise entstanden denken, daß das als Gehirn bezeichnete vordere Verbindungsstück der beiden Längsstämme über dem Schlund zu liegen kam und die beiden Stämme selbst an der Ventralseite gegen die Mittellinie zusammenrückten. Die Zellkörper der Neuronen, die zunächst gleichmäßig über die Stränge verteilt waren, konzentrierten sich dann in jedem Segment, so daß zwei Reihen von Ganglienknoten entstanden; die Ganglien jedes Stranges bleiben durch Längskonnektive in Verbindung, die Ganglien des gleichen Segmentes sind durch eine einfache oder mehrteilige quere Kommissur verbunden. So haben wir denn ein Oberschlundganglion oder Gehirn und eine Bauchganglienkette oder ein Bauchmark, die mit jenem durch ein Paar den Schlund umfassender Konnektive zusammenhängt (Abb. 457, 458 und 459).

Einen sehr ursprünglichen Zustand hat die Bauchganglienkette bei dem kleinen, niedrigstehenden Meeresringelwurm Polygordius bewahrt: sie liegt hier noch innerhalb des Epithels und die Zellkörper der Neuronen sind über ihre ganze Länge gleichmäßig verteilt, wie bei den Längssträngen der Strudelwürmer. Doch sind die beiden Seitenstränge schon sehr nahe zusammengerückt, wie bei den meisten Artikulaten. Die Paarigkeit der Anordnung wird dadurch in manchen Fällen für die äußere Betrachtung fast ganz verwischt (Abb. 458), zeigt sich aber bei der mikroskopischen Untersuchung stets in der symmetrischen Verteilung der Zellkörper im Doppelganglion und in der Paarigkeit der Längskonnektive. Besonders deutlich aber tritt die Paarigkeit der Ganglienkette bei einer Anzahl von Röhrenwürmern hervor, wie Sabella, Serpula (Abb. 457 A), Hermella u. a.

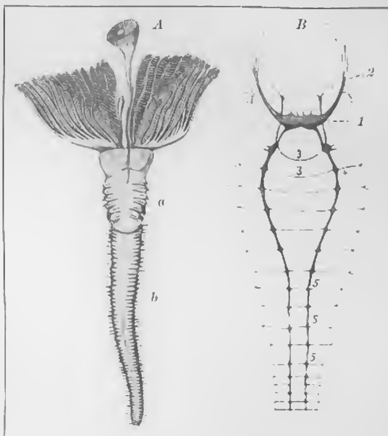


Abb. 457. Serpula contortuplicata, ein Röhrenwurm (A) und der Vorderteil seines zentralen Nervensystems (B).
1 Gehirnganglion, 2 Nerven der Tentakelkrone, 3 Kommissuren zwischen zwei Ganglien des gleichen Segments, 4 vom Ganglion abgehender Nerv. 5 Ganglien des hinteren Wurmabschnitts (b). A nach Règne animal, B nach De Quatrefages.

Das Ganglienpaar, das jedem Körperringel zukommt, enthält die nervösen Grundlagen für die lebensnotwendigen Funktionen dieses Abschnittes; die Nerven, die von ihm ausgehen, bleiben innerhalb des Ringels und greifen nicht auf den vorhergehenden oder folgenden über. Der Ringel ist eine Funktionseinheit. Doch sind innerhalb der Ganglienkette nervöse Verbindungen der Ringel untereinander vorhanden, die ein einheitliches Funktionieren des ganzen Körpers sichern, und einzelne Neuronen senden ihre Nervenfortsätze in die Nachbarringel. Die Anordnung der Neuronen in den Ganglien, die wir vom Regenwurm in Abb. 452 wiedergeben, bietet ein deutliches Bild dieses Verhaltens. Es finden sich im Ganglion verschiedene Arten von Neuronen, deren fast durchgängig unipolare Hauptformen hier aufgeführt seien: 1. solche, die ihren Nervenfortsatz in einen der drei Seitennerven der gleichen Seite senden; 2. solche, deren Nervenfortsatz in einen Seitennerven der gegenüberliegenden Seite geht; diese Kreuzung bewirkt ein Zusammenwirken der beiden Hälften des Ringels; 3. kommen von Neuronenkörpern der benachbarten Ganglien Nervenfortsätze herüber und treten in die Nerven ein, und 4. sind Zellen vorhanden, deren Fortsätze die Ganglienkette nicht verlassen, sondern, mit zahlreichen dendritischen Verzweigungen versehen, leitende Verbindungen innerhalb der Kette herstellen: man kann sie Assoziationsneuronen nennen; sie erstrecken sich nur über eine geringe Zahl von Segmenten. Lange Assoziationsfasern darf man dagegen wohl in den sog. „riesigen Nervenfasern" sehen, die in der Dreizahl das Bauchmark der Länge nach durchziehen. Über ihre nervöse Natur war man lange zweifelhaft; doch jetzt hat Apáthy den Nachweis erbracht, daß in ihnen

zahlreiche Neurofibrillen verlaufen, von denen von Stelle zu Stelle einzelne in den Nervenfilz der Ganglien eintreten.

Die Nervenfasern, die von den Zellkörpern innerhalb des Ganglions ausgehend in die Seitennerven eintreten, sind teils motorisch und versorgen mit ihren verzweigten Enden die Muskelfasern, teils sind sie sensorisch und verästeln sich als freie Nervenendigungen in der Epidermis. Von der Peripherie her aber treten Nervenfasern durch die gleichen Nerven in das Ganglion ein (5): sie stammen von epithelialen Sinneszellen, sind an ihrer geringen Dicke kenntlich und teilen sich beim Eintritt in das Ganglion T-förmig in zwei Äste, die der eine kopf-, der andere schwanzwärts ziehen und mit leichten Auffaserungen endigen. Aus diesen Endigungen, aus den zahlreichen Dendriten, die von den Nervenfortsätzen der unipolaren Neuronen ausgehen, und aus stützenden Zellen, den sog. Gliazellen, setzt sich der Nervenfilz, die früher sog. Punktsubstanz zusammen, der das Innere des Ganglions einnimmt. In ihm treten die Fortsätze der einzelnen Neuronen in Beziehung, sei es durch netzförmige Verbindung oder durch bloße Berührung. So können Erregungen, die durch Reizung der Sinneszellen oder der freien Nervendigungen entstehen, von den sensorischen Neuronen auf die motorischen übergehen und eine Reizung der Muskeln, sei es derselben oder der entgegengesetzten Seite des Ringels bewirken oder auch, je nach der Stärke des Reizes, durch Vermittlung der Assoziationsneuronen auch auf entferntere Ringel übergreifen. — In ähnlicher Weise gestaltet sich in den Grundzügen der Bau des Bauchmarks bei allen Artikulaten.

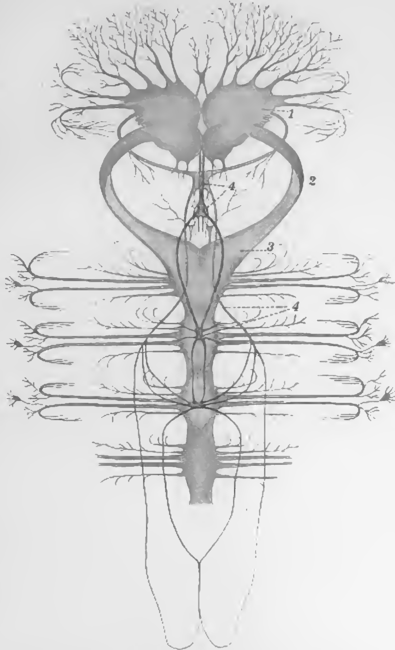


Abb. 158. Schlundring und drei Bauchganglien von Eunice sanguinea Sav.
1 Gehirnganglion, 2 Schlundkonnektive, 3 Unterschlundganglion, 4 Eingeweidenervensystem. Nach Règne animal.

Bei allen Artikulaten ist das zentrale Nervensystem durch eine bindegewebige Hülle geschützt und befestigt, die aus einer inneren straffen Haut und einer äußeren lockeren Bindegewebslage besteht. Die äußere Hülle enthält bei den Borstenwürmern Blutgefäße, die von dort aus, wenigstens beim Regenwurm, mit feinen Ästen in das Bauch-

mark eindringen und ihm Nährstoffe zuführen; bei den Egeln ist das ganze Bauchmark von einem Blutsinus umschlossen. Bei den Arthropoden, wo festumgrenzte Blutbahnen nur in beschränktem Maße vorhanden sind, wird das zentrale Nervensystem von Blut umspült; Sauerstoff wird ihm bei den Insekten durch eindringende Tracheen zugeführt. Die Hülle des Bauchmarks enthält bei den Ringelwürmern Längsmuskeln, und dadurch wird dieses in den Stand gesetzt, den bisweilen sehr heftigen Bewegungen der Würmer sich aktiv anzupassen, ohne geknickt oder gepreßt zu werden. Bei den Gliederfüßlern jedoch, wo durch den Hautpanzer die Beweglichkeit des Körpers beschränkt ist, bedarf es eines solchen Schutzes nicht, und die Muskeln fehlen.

Überall dort, wo die einzelnen Körperringel gleich ausgebildet sind, wie bei den meisten Ringelwürmern und bei den Tausendfüßern, sind auch die Ganglien des Bauchmarks gleich groß. Ein besonderer Fall ist es natürlich, wenn mehrere Ringel miteinander verschmelzen und dementsprechend auch ihre Ganglien sich vereinigen: so ist es bei dem ersten und letzten Bauchganglion der Egel, von denen das eine aus fünf, das andere aus sieben Einzelganglien besteht; sie übertreffen dann natürlich die übrigen an Größe. Das gleiche trifft für das Unterschlundganglion der Arthropoden zu: im Kopf der Arthropoden sind eine Anzahl von Segmenten vereinigt, mindestens so viele, als Mundgliedmaßenpaare vorhanden sind, und damit erklärt sich der bedeutende Umfang dieses ersten Bauchmarkganglions.

Wo aber die Körpersegmente ungleich sind, da spiegelt sich die Differenzierung des Körpers in der Größe der Bauchmarkganglien wider. Unter den Ringelwürmern zeigen viele Röhrenwürmer, z. B. Serpula, eine Teilung des Körpers in zwei Abschnitte (Abb. 457 A, a und b). Die Ringel des vorderen Abschnittes, des sogenannten Thorax, sind umfangreicher als die des hinteren, des Abdomens; sie haben eine stärkere Muskulatur und sind meist reichlich mit Drüsenbildungen ausgestattet; in ihnen sind demgemäß die Bauchmarkganglien größer als in den Abdominalringeln. Besonders auffällig wird diese Ungleichheit bei vielen Krebsen und Insekten: die Brustringel tragen hier die Gangbeine und bei den Insekten im zweiten und dritten Brustabschnitt auch die Flügel. Sie sind daher viel reicher mit Muskeln ausgestattet, und ihre Bauchmarkganglien übertreffen die des Abdomens bedeutend an Größe. Am größten ist der Unterschied in der Größe von Brust- und Hinterleibsganglien wohl bei den Krabben, deren Hinterleib rückgebildet ist, und zwar sind bei den Männchen, bei denen der Hinterleib noch kleiner ist als bei den Weibchen, auch die Abdominalganglien mehr reduziert. Während sich in den Thoraxganglien der gemeinen Krabbe (Carcinus maenas Leach) vielerlei Arten motorischer Neuronen finden, ist in den Abdominalganglien nur eine Art vorhanden. Sehr lehrreich ist es in dieser Hinsicht, die Ganglien mancher Insekten mit denen ihrer Larven zu vergleichen: während bei der fast fußlosen und wurmartig gleichmäßig geringelten Larve des Bockkäfers Clytus arcuatus L. die Brustganglien kaum größer sind als die des Hinterleibs, ist der Unterschied beim fertigen Käfer, wo Bein- und Flügelmuskeln versorgt werden müssen, sehr auffällig (Abb. 459).

Wenn aber diese Größenunterschiede der Ganglienknoten mit ihrer Funktion aufs engste verknüpft sind, ist eine andere Erscheinung davon völlig unabhängig, das ist die Konzentration der Bauchganglien, das Zusammenrücken aller oder doch eines Teils der ursprünglich segmental angeordneten Ganglienknoten. Damit werden die Konnektive verkürzt und die intrazentralen Verknüpfungen erleichtert; aber die peripheren Nerven müssen sich entsprechend verlängern, da nach wie vor jedes Ganglion, so weit noch eine Segmen-

tierung vorhanden ist, seinen bestimmten Körperringel versorgt. Diese Erscheinung begegnet uns in den meisten Arthropodengruppen, bei den Ringelwürmern fehlt sie. Doch können in derselben Klasse die einen Formen ein unverkürztes, andere ein konzentriertes Bauchmark besitzen. Die Vergleichung zeigt, daß ein konzentriertes Bauchmark im allgemeinen den phylogenetisch jüngeren Formen zukommt. Unter den Krebsen besitzen die Phyllopoden und Asseln eine segmental angeordnete Ganglienkette, bei den langschwänzigen Krebsen setzt eine Konzentration ein, bei den Kurzschwänzern, den Krabben, ist sie vollendet. Unter den Spinnentieren stehen die Solpugiden und die phylogenetisch sehr alten Skorpione mit wenig verkürztem Bauchmark den Spinnen und Milben gegenüber, die von allen Arthropoden die stärkste Konzentration aufweisen. In der Reihe der Fliegen geht die Verkürzung des Bauchmarks parallel mit der Spezialisierung der Formen: die Schnaken mit am wenigsten rückgebildeten Fühlern und ursprünglicher gestalteten Larven haben fast ganz segmentale Anordnung der Ganglien; bei anderen langfühlerigen Fliegen, wie der Tanzfliege Empis, ist die Verkürzung weiter fortgeschritten; bei den Bremsen mit ihren schon stärker reduzierten Fühlern erstreckt sich die Ganglienkette nur noch über die halbe Länge des Hinterleibs, und endlich bei den echten Fliegen ist das ganze Bauchmark auf dem Thorax konzentriert. Die Larven haben meist ein weniger konzentriertes Bauchmark als die fertigen Tiere und wiederholen damit gleichsam einen früheren Entwicklungszustand.

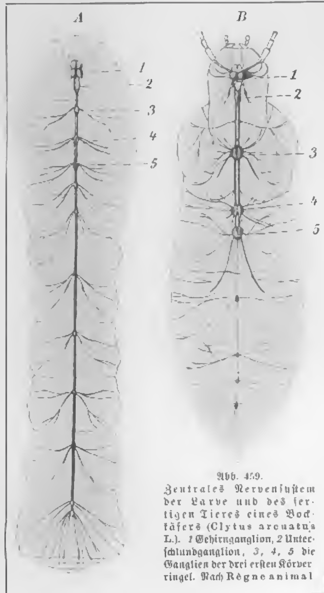


Abb. 459.
Zentrales Nervensystem der Larve und des fertigen Tieres eines Bockkäfers (Clytus arcuatus L.). 1 Gehirnganglion, 2 Unterschlundganglion, 3, 4, 5 die Ganglien der drei ersten Körperringel. Nach Règne animal

Die Zahl der Nerven, die von einem Bauchganglionpaare abgehen, ist verschieden. Beim Blutegel sind es jederseits zwei, beim Regenwurm drei, bei den Tausendfüßen im allgemeinen vier. Stets enthalten diese Nerven motorische und rezeptorische Fasern nebeneinander, wie oben vom Regenwurm dargelegt wurde: sie sind, wie man sagt, gemischte Nerven.

Während die Bauchmarkganglien untereinander morphologisch gleichwertig sind und nur quantitative Unterschiede aufweisen, nimmt das Oberschlundganglion oder „Gehirn" nicht nur nach Lage, sondern auch nach Bau und Verrichtung eine Sonderstellung ein. Es liegt am vorderen Ende des Körpers über dem Schlunde und ist mit dem vordersten Ganglion des Bauchmarks durch die Schlundkonnektive verbunden (Abb. 457—459). Diese sind in der Regel ziemlich lang; doch kann unter Verkürzung der Konnektive das Gehirn nahe an das Unterschlundganglion heranrücken. Das ist aber nur möglich bei Tieren, die keine gröbere Nahrung zu sich nehmen, wo also der Schlund nicht erweitert

zu werden braucht; alle Articulaten mit engem Schlundring nehmen daher flüssige Nahrung auf. Unter den Egeln, die fast durchweg Sauger sind, kommen lange Konnektive und ein weiter Schlundring nur beim Pferdeegel (Haemopis) vor, der feste Nahrung, z. B. Regenwürmer, verschlingt. Unter den Krebsen ist der Schlundring eng bei den schmarotzenden Sapphirinen und der saugenden Karpfenlaus (Argulus), sonst weit; unter den Insekten haben die saugenden Schmetterlinge und Bienen kurze Konnektive; sehr kurz und dick sind sie bei den Spinnentieren.

Die Größe des Gehirns ist sehr verschieden. Bei einigen niederen Ringelwürmern, z. B. Polygordius, ist es ein einfaches Band, das sich von den Schlundkonnektiven kaum durch größere Breite abhebt. Viele andere zeigen zwei mäßige Anschwellungen, wie Blutegel und Regenwurm. Wo aber, wie bei den meerbewohnenden Raubanneliden (Nereis, Eunice u. a., Abb. 458), der deutlich vom Körper abgesetzte Kopflappen mit großen Augen und Fühlern ausgestattet ist, da zeigt das Gehirn einen beträchtlichen Umfang und steht dem mancher Arthropoden nicht nach. Die Ausbildung der Kopfsinnesorgane, der Augen und Fühler, die ihre Nerven zum Gehirn senden, hat auch bei den Arthropoden einen deutlichen Einfluß auf die Größe des Gehirns. Die Sehganglien, die vom eigentlichen Gehirn gesondert bleiben, stehen in ihrer Entwicklung im direkten Verhältnis zu dem Umfang der Facettenaugen und bewirken bei großäugigen Formen, wie dem marinen Flohkrebs Hyperia, bei Libellen und Fliegen eine bedeutende Zunahme der Nervenmasse im Kopf. Bei den Libellen übertreffen die Sehganglien das Gehirn selbst an Masse, während die den kleinen Fühlern zugehörenden Gehirnabschnitte, die sog. Riechlappen, nur ganz schwach entwickelt sind; bei den Ameisen ist es umgekehrt. Die funktionelle Überordnung des Gehirnes über die Bauchganglienkette steht zweifellos mit der Entwicklung der Hauptsinnesorgane am Kopfe und ihrer Verbindung mit dem Gehirn in enger Beziehung: die optischen und chemischen Reize, die bei den Arthropoden fast nur hier zur Rezeption kommen, orientieren das Tier über die fernere Umgebung und sind demgemäß für sein Verhalten von allgemeinerer Bedeutung als die Tastreize, die nur bei unmittelbarer Berührung eintreten und vorwiegend lokale Beantwortung finden. Es sind auch die mit dem Gehirn verbundenen Nerven fast nur rezeptorisch mit Ausnahme der Bewegungsnerven für die Fühler und (bei Krebsen) Augenstiele; motorische Antriebe werden von hier durch Vermittlung der Bauchganglienkette erteilt.

Während bei den Ringelwürmern noch einfachere Verhältnisse vorliegen, steigert sich bei den Arthropoden sowohl in der Reihe der Krebse wie in derjenigen der Tausendfüßer und Insekten die Komplikation des Gehirnbaues. Es lassen sich bei den höheren Formen deutlich gesonderte Gebiete innerhalb des Gehirns unterscheiden, die sich den Hirnnerven angliedern; sie bilden einzelne Zentren, die unter sich und mit dem Bauchmark durch Bahnen verbunden sind. Von der Höhe ihrer Ausbildung ist die Leistungsfähigkeit des betreffenden Tieres abhängig. Am Insektenhirn z. B. unterscheidet man drei Abschnitte (Abb. 460): das Protocerebrum oder den Hirnstamm mit den gestielten Körpern, das Deutocerebrum oder den Riechlappen und das Tritocerebrum oder Oesophagusganglion; homologe Abschnitte finden sich bei den Krebsen, während man bei den Spinnentieren nur die beiden ersten nachweisen zu können glaubt. Das Protocerebrum ist mit den Augen verbunden und enthält zugleich das Zentrum für kompliziertere Handlungen, das wir in den gestielten Körpern suchen müssen; diese sind nämlich bei niederen Formen nur andeutungsweise vorhanden und erreichen ihre höchste Ausbildung bei den sozialen Hymenopteren, den Bienen und Ameisen; dort machen sie, nach Dujardins Berechnung,

ein Fünftel, hier sogar die Hälfte der ganzen Hirnmasse aus. — Das Deutocerebrum ist das Zentrum für die von den Fühlern kommenden Nerven, also hauptsächlich ein Riechzentrum. Vom Tritocerebrum geht die Innervierung der Oberlippe und der Schlundwand aus, es wird als Geschmackszentrum angesehen.

Die Unterschiede im Bau des Gehirnes sind so bedeutend, daß ein Untersucher (Viallanes) sagt: „Ich glaube nicht zu übertreiben und von ihrer Wichtigkeit eine genaue Vorstellung zu geben, wenn ich sage, daß das Gehirn der Wespe von dem der Heuschrecke ebenso verschieden ist, wie das Gehirn des Menschen von dem des Frosches." Die verschiedene Bedeutung des Gehirnes wird in unzweideutiger Weise durch das Verhältnis der Gehirnmasse zur Körpermasse bei verschiedenen Insekten beleuchtet. Beim Maikäfer ist das Gehirn $^1/_{3500}$ des Körpers, bei dem Schwimmkäfer Dyticus etwa $^1/_{4200}$, bei einer Ameisenarbeiterin mit ihren hochentwickelten Instinkten $^1/_{286}$, bei einer Arbeitsbiene sogar $^1/_{174}$. Der Maikäfer hat ein absolut kleineres Gehirn als die vierzig Mal kleinere Biene. Unter den verschiedenen Personen des Ameisenstaates ist die Gehirngröße sehr verschieden (Abb. 460): das größte Gehirn haben die kleinen Arbeiterinnen, die zu den mannigfachsten Leistungen, zum Nestbau, zur Brutpflege mit ihren vielfachen Arbeiten, zur Nahrungssuche, zum Wegfinden befähigt sind; kleiner ist es bei den Weibchen, obgleich sie die Arbeiterinnen an Größe übertreffen, am kleinsten aber bei den Männchen, deren fast einzige Lebenstätigkeit der Hochzeitsflug

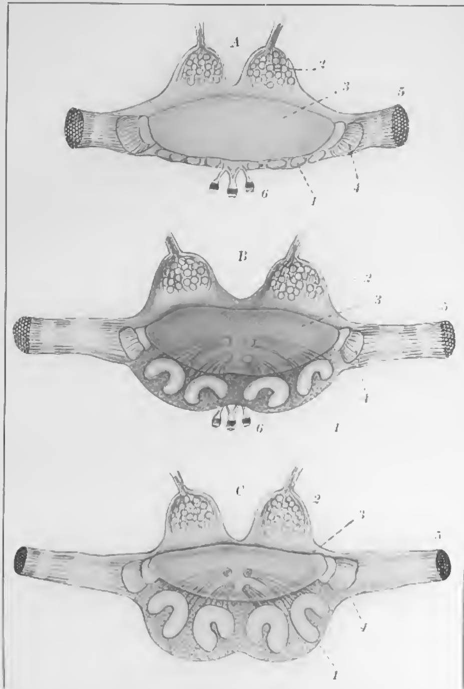


Abb. 460. Gehirnganglion des Männchens, Weibchens und Arbeiters einer Ameise (Lasius).

1 Hirnstamm, der in B und C große, in A kleine gestielte Körper enthält, 2 Riechlappen mit den Fühlernerven, 3 Oesophagusganglion, 4 Augenganglion 5 Fazettenaugen, 6 Stirnozelle. Nach Forel.

ist. Wie die Abbildungen zeigen, ist es fast ausschließlich die Ausbildung der gestielten Körper, der dieser Unterschied zugeschrieben werden muß.

Auch der physiologische Versuch zeigt die übergeordnete Stellung des Gehirns. Wenn man durch Zerschneiden der Schlundkonnektive das Gehirn vom übrigen Nervensystem abtrennt, zeichnen sich die operierten Tiere durch leichtes Eintreten und langes Andauern der Reflexe aus. Enthirnte Nereis kriechen rastlos umher; so behandelte Schwimmkäfer (Hydrophilus), Flußkrebse und Krabben (Carcinus) fallen durch ununterbrochene Gang-, Putz- und Freßbewegungen auf. Carcinus überfüllte den Magen mit Nahrung bis zum Platzen und versuchte sich mit Steinen und anderen Gegenständen zu begatten; es genügte bei diesem Tier schon das Wegnehmen eines bestimmten Gehirnteiles, um diese Erscheinungen hervorzurufen. Eine geköpfte Libelle klammert sich krampfhaft an der Unterlage fest und läuft daher nicht, obgleich nachweislich die Schreitbewegungen von der Bauchganglienkette allein beherrscht werden; das Gehirn ist am Gang zunächst dadurch beteiligt, daß es den Klammerreflex hemmt. Durch die Operationen sind also Hemmungen fortgefallen, die, wie oben auch für Tintenfische geschildert wurde, im Gehirn ihren Sitz haben. Mit dem Ausfallen dieser Hemmungen verlieren die Tätigkeiten der operierten Tiere das Zweckmäßige, das ihnen bei unverletzten Tieren eigen ist. Das Gehirn also ist es, das die Tätigkeiten, die das Bauchmark für sich allein durchführen kann, veranlaßt oder hindert; es ist dem Bauchmark übergeordnet, regt dieses zu bestimmten Funktionen an oder legt es still. Die Einzelheiten geschehen mit Hilfe der niederen Zentren, die Gesamtdisposition ist Aufgabe des Gehirns.

Mit dem Gehirn ist bei den Articulaten auch der Teil des Nervensystems verbunden, der sich an den inneren Organen ausbreitet und als Eingeweidenervensystem zu bezeichnen ist (Abb. 458). Von diesem sind bisher nur die gröberen Verhältnisse genauer bekannt: bei Ringelwürmern, Krebsen, Insekten und Spinnen kennt man besonders auf der Schlundwand Nervenzüge und Ganglienknoten, ihre Verbindungen untereinander und mit dem Gehirn; die Anordnung der Ganglien, die zum Teil unpaar sind, ist nicht segmental, wie im Bauchmark. Beim Flußkrebs ist auch ein zum Herzen gehender Nerv, bei der Küchenschabe eine Innervierung der Munddrüsen nachgewiesen. Die feineren Verhältnisse der Nervenausbreitungen sind aber zumeist noch nicht genügend untersucht; nur von den Egeln ist durch Apáthys Forschungen bekannt, daß der Darm von einem Nervennetz überzogen ist; ähnliches ist ja bei Schnecken und Wirbeltieren bekannt und dürfte bei Articulaten weit verbreitet sein. Dies Eingeweidenervensystem ist wahrscheinlich von höchster Bedeutung für den Schluckakt, die Darmbewegung und die Regulierung des Nahrungsbedürfnisses („Hungergefühl"); doch liegen besondere Versuche über seine Verrichtungen bei den Articulaten nicht vor.

3. Das zentrale Nervensystem der Chordatiere.

a) Gemeinsamkeiten bei den Chordatieren.

Bei den allermeisten wirbellosen Tieren ist das Zentralnervensystem in der Hauptsache der Bauchseite genähert, der Seite, die mit der Unterlage in Berührung kommt und damit einerseits die meisten sensorischen Erregungen erfährt, andrerseits auch für die Fortbewegung am stärksten in Anspruch genommen wird. Dem gegenüber ist den Chordatieren, also den Manteltieren und Wirbeltieren, die Lage des nervösen Zentralapparats auf der Rückenseite, dorsal vom Darmkanal, gemeinsam; sie weisen aber noch

weitere Übereinstimmungen auch in der Entwicklung dieses Organsystems auf: das zentrale Nervensystem legt sich bei ihnen als epitheliale Rinne an, die sich weiterhin zu einem Rohr schließt (Abb. 461 *A*). Dies Nervenrohr bleibt während der Entwicklung an seinem Vorderende zeitweilig offen und mündet durch den sogenannten Neuroporus nach außen, am Hinterende weist es vorübergehend eine offene Verbindung mit dem Darmkanal auf, den sogenannten neurenterischen Kanal (Abb. 461 *B*). Ferner zeigt das Nervenrohr an seinem Vorderende eine Erweiterung seines Innenraumes. Die Gleichartigkeit der Entstehung hat ihren Grund in der Verwandtschaft jener beiden Tierkreise, auf die früher genauer hingewiesen wurde. In der weiteren Entwicklung werden aus dem Nervenrohr allerdings Bildungen von sehr verschiedenem Aussehen.

Unter den Manteltieren erhält sich das zentrale Nervensystem bei den mittels ihres Ruderschwanzes frei schwimmenden Larven der Ascidien und den ihnen sehr ähnlichen Appendicularien in der ganzen Längenausdehnung des Körpers, der Anlage des Nervenrohres entsprechend. Aus der vorderen Erweiterung entsteht bei den Ascidienlarven die

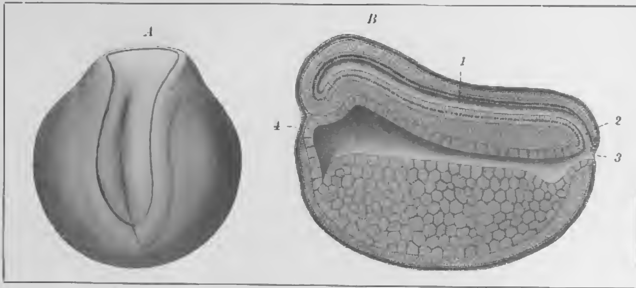


Abb. 461. Rückenrinne (*A*) und neurenterischer Kanal (*B*) bei Froschembryonen.
Der ältere Embryo (*B*) ist in der Medianebene durchgeschnitten, die Zellen des Ektoderms sind mit Kern gezeichnet, die des Entoderms punktiert, die des Mesoderms nur umrandet. *1* Nervenrohr, *2* neurenterischer Kanal, *3* Urmund (später verschlossen), *4* Mundbucht (Durchbruchstelle des Mundes). *A* nach Leuckarts Wandtafeln.

sogenannte Sinnesblase, die ein Sehorgan und einen Statolithenapparat enthält; der daranffolgende Teil des Nervenrohrs bildet das verhältnismäßig große Gehirnganglion, an das sich dann ein einfacher, bis zum Hinterende reichender Nervenstrang anschließt (Abb. 73 *A*, S. 107). Das Nervensystem der Appendicularien ist durch Reduktion der Sinnesblase vereinfacht: nur der dem Gehirnganglion nach vorn anliegende Statolithenapparat ist von ihr geblieben. Bei den erwachsenen Ascidien, die den Ruderschwanz verloren haben und festsitzen, ist das Zentralnervensystem, gemäß den verringerten Anforderungen, sehr zurückgebildet; es bleibt nur noch das Ganglion übrig, das im Verhältnis zur Größe des erwachsenen Tieres sehr unbedeutend bleibt; außerdem ist der ganze Körper von einem Nervennetz überzogen, das vielleicht auch bei den übrigen Manteltieren vorhanden, dort aber noch nicht nachgewiesen ist. Die Lebensäußerungen der Ascidien sind wenig mannigfaltig: nur wenige individuelle Reflexe sind an das Ganglion gebunden; die meisten Reaktionen sind generelle Reflexe und laufen nach Entfernung des Ganglions qualitativ ebenso ab wie beim unverletzten Tier. — Bei den freischwimmenden Salpen ist das Ganglion recht groß und trägt ein zellenreiches Sehorgan; aber von

einem kaudalen Nervenstrang ist auf keiner Entwicklungsstufe etwas zu bemerken; vom Ganglion gehen paarige Nerven an die Lippen und wahrscheinlich zu den Muskelreifen. Wie weit Nervennetze vorhanden und an den Bewegungen beteiligt sind, ist nicht bekannt.

Das zentrale Nervensystem des Lanzettfischchens erinnert schon sehr an das der Wirbeltiere im engeren Sinne: wir haben ein die Länge des Körpers durchziehendes Rückenmark. Da aber bei diesem Tier das Vorderende des Körpers nur verhältnismäßig wenig differenziert ist, so zeichnet sich auch das Vorderende des Zentralnervensystems nicht sehr vor dem Rest desselben aus. Dies um so weniger, als die Sinnesorgane hier nicht in dem Maße am Vorderende, speziell in der vorderen Erweiterung des Nervenrohrs lokalisiert sind: die Sehorgane verteilen sich über die ganze Länge des Rückenmarks, ein statisches Organ ist unbekannt; so bleibt nur die „Riechgrube" am Vorderende, von der aus ein Nerv ins Zentralorgan einstrahlt. In segmentaler Anordnung folgen sich die vom Rückenmark abgehenden Nerven. Dabei zeigt sich hier schon eine Gesetzmäßigkeit, die bei den echten Wirbeltieren regelmäßig wiederkehrt: in jedem Segment gehören zwei Nervenpaare, ein ventrales und ein dorsales, zum Rückenmark; das ventrale enthält wie bei den Wirbeltieren nur motorische Nervenfasern, das dorsale zwar nicht ausschließlich, aber doch vorwiegend sensorische Fasern; ein besonderes Ganglion aber kommt den dorsalen Nerven nicht zu. In ihrem Verlauf sind die zwei Nervenpaare unabhängig voneinander. Die Verknüpfung zwischen verschiedenen Stellen des Rückenmarks wird durch sog. riesige Nervenfasern bewirkt, die teils am Vorder-, teils am Hinterende desselben aus großen Zellkörpern entspringen und in ihrem Verlauf zahlreiche Nebenästchen in verschiedenen Gegenden abgeben; damit ist ein Zusammenwirken der verschiedenen Teile des Rückenmarks, insbesondere eine Zusammenordnung der Bewegungen ermöglicht. Im vordersten Abschnitt des Rückenmarks scheinen übergeordnete Zentren gelegen zu sein; wenigstens bewirkt Abschneiden dieses Abschnittes Bewegungslosigkeit, wenn nicht ein hinreichender äußerer Reiz auf den Rumpf einwirkt und ihn zur Bewegung veranlaßt.

Bei den Wirbeltieren zeichnet sich das zentrale Nervensystem durch die Höhe seiner Entwicklung aus. Zwar geht es in seinen Grundlagen auf die einfachen Verhältnisse der niederen Chordaten, vor allem des Amphioxus zurück; aber es unterscheidet sich von diesen besonders durch die weitgehende Differenzierung seines Vorderendes. Schon äußerlich ist hier das Zentralorgan in zwei Abschnitte gesondert durch die Beschaffenheit der umschließenden Skeletteile: der vordere Abschnitt ist in der einheitlichen, knorpligen oder knöchernen Schädelkapsel geborgen und wird als Gehirn in Gegensatz gestellt zu dem hinteren Abschnitt, dem Rückenmark, das im Wirbelkanal liegt. Morphologisch aber gehört ein bedeutender Teil des Gehirns, das ganze sog. Nachhirn oder verlängerte Mark, zum Rückenmark; es ist diesem in Entwicklung, Aufbau und Anordnung der peripheren Nerven nahe verwandt, und wenn schon Unterschiede zwischen Rückenmark und Nachhirn vorhanden sind, so sind sie doch geringer als zwischen diesem und den vorderen Gehirnabschnitten. Da jedoch das gesamte übrige Rückenmark einheitlich gebaut ist, so wird schon aus praktischen Rücksichten das Nachhirn für sich besprochen und dem übrigen Gehirn angereiht. Den vor dem Nachhirn gelegenen Teil des Gehirns kann man wohl mit dem vordersten Abschnitt des Zentralorgans bei den Chordaten, der sog. Sinnesblase, gleichsetzen; wenigstens spricht für diese Vergleichung der Umstand, daß von ihm nur zwei Nervenpaare zu den Hauptsinnesorganen des Kopfes, dem Riechorgan und dem Auge, abgehen — die übrigen zehn Hirnnervenpaare entspringen alle aus dem Nachhirn.

b) Das Rückenmark der Wirbeltiere.

Das Rückenmark der Wirbeltiere hat durch seine ganze Länge in den Grundzügen den gleichen Aufbau. Legt man einen Querschnitt hindurch, so erkennt man überall zweierlei Substanzen, die sich durch ihre Färbung deutlich unterscheiden, eine zentrale graue und eine periphere weiße Substanz. Die graue Substanz zeigt, wenigstens bei den höheren Wirbeltieren, auf dem Querschnitt im allgemeinen das Bild eines **H**, die weiße umgibt sie allseitig und füllt die Zwischenräume zwischen den Schenkeln des **H** aus (Abb. 463, 465, 466). Auf der ventralen Seite greift eine schmale Furche, die sog. ventrale Längsspalte, ziemlich tief in die weiße Substanz ein. Der Verbindungsstrich des **H** zeigt in seiner Mitte ein Loch, den Querschnitt des sog. Zentralkanals. Vergegenwärtigen wir uns nach diesem Querschnittsbild das körperliche Bild des Rückenmarks: es bildet einen Zylinder von ovalem bis rundem Durchschnitt; die graue Substanz durchzieht das ganze Mark in Gestalt zweier symmetrisch gelegener Leisten, die durch eine, den Zentralkanal umschließende Brücke verbunden werden. Die von der Brücke rückenwärts gelegenen Teile der Leiste werden als dorsale Hörner, die bauchwärts gelegenen als ventrale Hörner der grauen Substanz bezeichnet; die häufig gebrauchten Namen Hinter- und Vorderhörner, die aus der Anatomie des aufrecht gehenden Menschen entnommen sind, haben für die übrigen Wirbeltiere mit meist horizontal verlaufendem Rückenmark keinen Sinn; sie sollen daher hier vermieden werden.

Abgesehen von dem Stützgerüst, besteht die graue Substanz aus Zellkörpern von Neuronen und einem außerordentlich dichten Filzwerk von Dendriten und Nervenfasern, die nur zum Teil eine Markscheide besitzen. Die weiße Substanz dagegen besteht in der Hauptsache aus markhaltigen Nervenfasern, die alle in der Längsrichtung des Rückenmarks verlaufen und nur an ihren Enden aus derselben herausbiegen; die eigentümlich seidenartige weiße Farbe dieses Teils wird gerade durch die Markscheide der Fasern bewirkt.

Das Rückenmark ist seiner Entwicklung nach ein epitheliales Rohr; einzelne Bauverhältnisse deuten dauernd auf diesen Ursprung hin. Der Zentralkanal ist der Rest des Rohrlumens. Er ist rings von Zellen umgeben, die noch epitheliale Anordnung besitzen und bei erwachsenen Tieren der niederen Wirbeltierklassen noch bis an die Oberfläche des Marks reichen, ein Zustand, der bei den höheren Wirbeltieren noch in dem ziemlich weitentwickelten embryonalen Rückenmark zu finden ist, z. B. beim frisch ausgeschlüpften Hühnchen. Diese Reste der epithelialen Zellen bilden eine Stützsubstanz, das sogenannte Ependym, zwischen die sich die nervösen Zellen und Fasern, die Bestandteile der Rückenmarksneuronen, einordnen. Außer diesen Ependymzellen ist noch ein Gerüstwerk sternförmig verästelter Stützzellen, der Gliazellen, vorhanden. Die Begrenzung des Zentralkanals ist die ursprünglich äußere (distale), die Oberfläche des Marks die ursprünglich innere (proximale) Fläche des Epithels: wie bei dem intraepithelialen Nervensystem, der Coelenteraten z. B., die Nervenfasern sich an die proximale Fläche des Epithels, die Zellkörper der Neuronen dagegen sich mehr distal davon lagern, so liegen auch hier in dem ursprünglich epithelialen Rückenmark die Nervenfasern als weiße Substanz an der proximalen Seite des Epithels, d. h. gegen die Oberfläche des Rückenmarks zu, die graue Substanz dagegen mit den Nervenzellkörpern der ursprünglich distalen Oberfläche des Epithels, d. h. dem Zentralkanal, genähert.

Äußerlich ist die Sonderung der beiden Substanzen bei den Rundmäulern und Knochenfischen noch viel weniger deutlich als bei den höheren Wirbeltieren. Aber auch

dort ist keine scharfe Scheidung von weißer und grauer Substanz, von Markmantel und Nervenfilz vorhanden, sondern es treten Fasern aus dem Markmantel in das Grau, und ebenso von den Zellen des Graus in den Markmantel: sie haben wechselseitige Beziehungen, die sogleich erörtert werden sollen.

Im inneren Bau des Rückenmarks läßt sich eine segmentale Anordnung der Bestandteile nicht erkennen. Eine mit der Körpersegmentierung übereinstimmende Gesetzmäßigkeit ist jedoch streng durchgeführt in der Anordnung der Rückenmarksnerven (Spinalnerven). Jedem Körpersegment entspricht ein Paar Spinalnerven, so daß jederseits die Zahl der Nerven derjenigen der Wirbel gleicht. Jeder Spinalnerv steht mit dem Mark durch zwei Wurzeln in Verbindung, eine dorsale und eine ventrale, die sich gleich nach dem Austritt aus dem Wirbelkanal zum einheitlichen Nerven vereinigen (Abb. 453). Die ventrale Wurzel entspringt unmittelbar aus dem Mark, in den Verlauf der dorsalen Wurzel ist ein Ganglion eingeschaltet, das sogenannte Spinalganglion. Die beiden Nervenwurzeln sind ihrem Wesen nach sehr verschieden. Die Fasern der ventralen Wurzeln entspringen von großen multipolaren Zellen, die in den ventralen Hörnern der grauen Substanz gelegen sind. Die Fasern der dorsalen Wurzeln dagegen entspringen fast ausschließlich von Zellen des Spinalganglions. Die Entwicklung der Spinalganglien dagegen geschieht unabhängig von der des Rückenmarks, aus besonderen Epidermispartien, den sogenannten Ganglienleisten, die zu beiden Seiten der Rückenrinne liegen; die beste Bekräftigung dieser Unabhängigkeit ist das Vorkommen von Mißgeburten ohne Rückenmark, bei denen aber die Spinalganglien vorhanden sind. Die Zellkörper der Spinalganglien sind ursprünglich bipolar und behalten diese Gestalt bei Fischen zeitlebens bei; bei höheren Wirbeltieren ist die Bipolarität nur während der Entwicklung vorhanden, später rücken die Ursprünge der beiden Nervenfasern mehr und mehr zusammen und

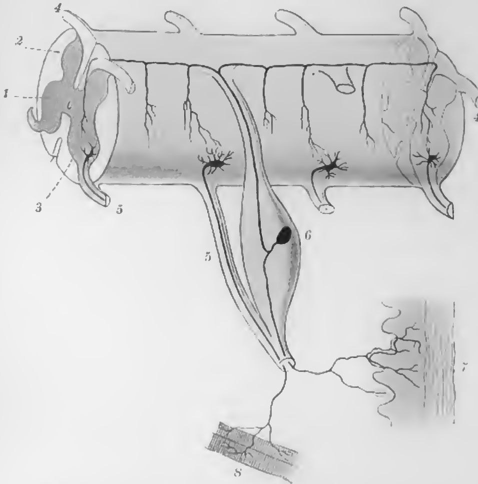


Abb. 453 (wiederholt). Schema des Reflexbogens im Wirbeltierrückenmark. 1 graue Substanz und 2 weiße Substanz des Rückenmarks, 3 ventrales „Horn" der grauen Substanz, das die motorischen Ganglienzellen enthält, 4 sog. dorsale Wurzel und 5 ventrale Wurzel der Rückenmarksnerven, 6 Spinalganglion. Eine Erregung der freien Nervenendigungen in der Haut 7 gelangt durch den Neuron, dessen Zellkörper im Spinalganglion (6) liegt, in das Rückenmark, und zwar durch die dorsale Wurzel des Rückenmarksnerven; die Endbäumchen dieses Neurons treten zu den Fortsätzen von motorischen Ganglienzellen (z. B. bei 3) in Beziehung und übertragen dadurch die Erregung auf den zugehörigen effektorischen Neuron, dessen Endverzweigungen einem Muskel (8) aufliegen; die dorthin gelangende Erregung bewirkt Zusammenziehung des Muskels.

bekommen gleichsam eine gemeinsame Basis: die Zelle hat nur einen, sich T- oder Y-förmig spaltenden Fortsatz (Abb. 453, *6*). Dieser Unterschied ist jedoch nur äußerlich, nicht wesentlich. Die eine der beiden Fasern, die zu einer Spinalganglienzelle gehören, wächst in das Rückenmark ein; die andere wächst gegen den Körper zu und vereinigt sich dabei mit den Fasern der ventralen Wurzel zum einheitlichen Spinalnerven.

Diesem Grundunterschied in der Entstehung der beiden Wurzeln entspricht auch ein grundsätzlicher Unterschied in der Leistung ihrer Fasern. Die Nervenfasern der ventralen Wurzeln gehen zu den Muskeln; sie leiten Erregungen zentrifugal, vom Mark zur Peripherie, sind motorisch. Die Fasern der dorsalen Wurzeln dagegen sind rezeptorisch; sie verbreiten sich besonders in der Haut, werden durch äußere Reize erregt und leiten diese Erregung zentripetal, zum Rückenmark. Die Erkrankung oder Durchschneidung einer ventralen Wurzel bewirkt Lähmung der von ihr aus innervierten Muskeln; die Unterbrechung einer dorsalen Wurzel bewirkt Unempfindlichkeit der von ihr versorgten Hautabschnitte. Der durch Vereinigung der beiden Wurzeln entstehende Spinalnerv ist also ein gemischter Nerv, der sowohl motorische wie rezeptorische Fasern enthält.

Die motorischen Zellen in dem ventralen Horn des Rückenmarkgraues sind wahrscheinlich überall in Gruppen verteilt, deren Fasern zu bestimmten Muskeln gehen; bei den Säugetieren konnte eine solche Verteilung nachgewiesen werden. Diese Zellen treten mit ihren Dendriten zu den Endbäumchen rezeptorischer Fasern in Beziehung, die aus der betreffenden dorsalen Nervenwurzel in das dorsale Horn des Rückenmarks eintreten (Abb. 453). Dies ist der einfachste Reflexbogen, d. h. der kürzeste Weg, auf dem die Erregung, die durch einen äußeren Reiz hervorgerufen wurde, zu einem Muskel gelangen und dort Zusammenziehung auslösen kann. Viele rezeptorische Fasern treten aber nicht unmittelbar in das dorsale Horn ein, sondern in die weiße Substanz, spalten sich dort T-förmig und senden einen Ast eine Strecke weit kopfwärts, einen andern schwanzwärts; diese Äste geben ihrerseits Zweige ab, die in das dorsale Grau eintreten und zu den motorischen Zellen des ventralen Hornes in Beziehungen treten. Eine in einer solchen Nervenfaser dem Rückenmark zugeleitete Erregung kann also in einem größeren Bereich auf motorische Zellen einwirken und somit auf verschiedene Muskeln, je nach den beeinflußten Zellen, einen Reiz ausüben. So können wir uns die Entstehung der komplizierteren Reflexe denken, bei denen durch Reizung einer beschränkten Hautstelle zusammengesetzte Bewegungen hervorgerufen werden, wie z. B. die Sprungbewegungen eines enthirnten Frosches auf Pressen einer Zehenspitze.

Aber nicht alle Fasern der dorsalen Wurzeln gehen die geschilderten Wege: andere senden unter T-förmiger Spaltung einen kurzen Ast schwanzwärts; der kopfwärts verlaufende Ast aber reicht bis zum Gehirn und tritt im Nachhirn mit anderen Neuronen in Verbindung, deren Fasern weiter in das Hirn eindringen, bei Säugern in die Großhirnrinde. Diese Bahnen sind es aller Wahrscheinlichkeit nach, die im Hirn das Zustandekommen solcher Nervenvorgänge, die von bewußten Empfindungen begleitet sind, vermitteln. Noch andere dorsale Wurzelfasern gelangen in das dorsale Grau und treten dort in Beziehung zu den Zellkörpern assoziativer Neuronen, deren Achsenfortsätze, als sekundäre sensorische Bahnen, zum Kleinhirn, Mittelhirn und Zwischenhirn verlaufen; die in das Kleinhirn gelangenden Bahnen sind wahrscheinlich wichtig für die Regulierung der Bewegungen, die von diesem Hirnteil aus geschieht.

Andererseits gelangen aber auch Bahnen, die von Zellen des Gehirns ausgehen, in das Rückenmark. Die besterforschte unter diesen ist die sogenannte Pyramidenbahn

der Säuger: ihre Fasern entspringen aus den Pyramidenzellen der Großhirnrinde und gelangen, nachdem sie sich teilweise im Nachhirn gekreuzt haben, in das Rückenmark, verlaufen im Markmantel, bis ihre Endausläufer in das Grau eintreten und mit ihren Endbäumchen zu den motorischen Zellen der ventralen Hörner Beziehungen eingehen. Diese Bahnen vermitteln also Bewegungsreize, die vom Großhirn ausgehen; man sieht in ihnen den Weg, auf dem „willkürliche" Bewegungen vermittelt werden. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß die gleichen motorischen Zellen sowohl zu Endbäumchen dorsaler Wurzelfasern, als auch zu solchen der Pyramidenfasern Beziehungen haben, also je nach dem Wege, den die Erregung nimmt, reflektorische oder willkürliche Bewegungen auslösen können. — Die Pyramidenbahnen sind nur von Säugern bekannt; aber auch bei niederen Wirbeltieren, wo eine direkte Verbindung zwischen Großhirnrinde und Rückenmark nicht besteht, müssen Bahnen von Zellen andrer Hirnteile aus zum Rückenmark gehen; ihre genaue Erforschung aber steht noch aus. — So sind also die einzelnen Teile des Rückenmarks sowohl unter sich, als auch mit dem Gehirn verbunden.

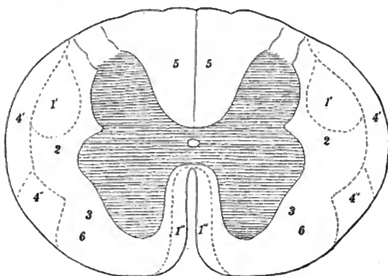


Abb. 462. Die Hauptbahnen der weißen Substanz auf dem Querschnitt des menschlichen Rückenmarks.

a) Bahnen vom Gehirn zum Rückenmark: 1' gekreuzte und 1'' ungekreuzte Großhirn-Rückenmarkbahn (Pyramidenbahn), 2 Zwischenhirn-Rückenmarkbahn, 3 Mittelhirndach-Rückenmarkbahn; b) Bahnen vom Rückenmark zum Gehirn: 4' und 4'' dorsale und ventrale Rückenmark-Kleinhirnbahn, 5 Hinterstränge mit Fasern, die von den dorsalen Wurzeln zum Nachhirn aufsteigen; c) Bahnen zwischen einzelnen Gebieten des Rückenmarks: 6 Assoziationsbahnen. Die graue Substanz ist schraffiert.

Die Verknüpfungen der Neuronen finden stets in der grauen Substanz statt; die Bahnen dagegen verlaufen in der weißen Substanz, und zwar hat dort jede Bahn ihren bestimmten Platz. Wir unterscheiden in der weißen Substanz vier Abschnitte (Abb. 462): zwischen den dorsalen Hörnern des Grau den Dorsalstrang, zwischen den ventralen Hörnern den Ventralstrang, und jederseits vom H die Seitenstränge. Bei den Säugern ist die Anordnung folgende: die Dorsalstränge bestehen fast nur aus Fasern der dorsalen Wurzeln, die teils als kurze Bahnen verschiedene Abschnitte des Marks verbinden, teils als lange Bahnen zum Gehirn laufen (*5*). Die Rückenmark-Kleinhirn-Bahn verläuft in der Peripherie der Seitenstränge (*4*), die Rückenmark-Mittelhirndach-Bahn in den Ventralsträngen, ebenso die Rückenmark-Zwischenhirn-Bahn. Die Pyramidenbahnen (*1'* u. *1''*) der Säuger nehmen einen großen Teil der Seitenstränge und beim Menschen auch einen Teil der Ventralstränge ein. Der Nachweis dieser Verbindungen beruht zum Teil auf der schon erwähnten Tatsache, daß Nervenfasern, die vom Zellkörper des Neurons abgetrennt sind, degenerieren; teils nach Verletzungen und Krankheiten beim Menschen, teils experimentell an Tieren sind in mühevoller Einzelarbeit diese Verhältnisse klargelegt. Sehr viel Aufklärung ist andrerseits der elektiven Färbung der Neuronen durch das Golgische Imprägnationsverfahren (S. 595) zu danken.

Die Menge dieser Verbindungen und die Masse der an bestimmten Stellen lokalisierten Neuronen wechselt nun je nach der Beanspruchung der betreffenden Stelle. Wenn die Anforderungen, die an einen Rückenmarksabschnitt gestellt werden, sich steigern, wenn

die von den Neuronen der Spinalganglien versorgte reizaufnehmende Oberfläche wächst, wenn die Zahl und Masse der zugeordneten Muskeln zunimmt, so tritt auch eine Vermehrung der Einzelelemente des Marks und der Einrichtungen zu ihrer Verknüpfung ein. Die Menge der Leistungen, die das Rückenmark übernimmt, findet auch in seiner Gestaltung ihren Ausdruck.

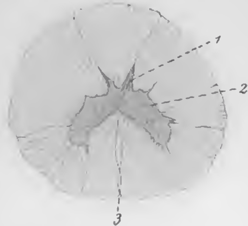


Abb. 463. Querschnitt durch das Rückenmark eines Walfisches (Balaenoptera musculus Comp.) in der Gegend des ersten Halswirbels.
1 dorsales und 2 ventrales Horn der grauen Substanz, 3 ventraler Längsspalt. 3fach vergrößert. Nach Guldberg.

Das läßt sich in einer großen Zahl von Einzelfällen mit augenfälliger Deutlichkeit verfolgen. Bei den Fischen wird ein großer Teil der Körperoberfläche, nämlich die hochentwickelten und wichtigen Sinnesorgane der Seitenlinie, nicht vom Rückenmark, sondern vom Nachhirn aus, durch einen Ast des siebenten Hirnnerven (N. facialis), der früher fälschlich dem zehnten Hirnnerven (N. vagus) zugerechnet wurde, versorgt, und die Versorgung der übrigen Haut mit Sinnesorganen ist, wenigstens bei den Knochenfischen, gering; dementsprechend sind die dorsalen Wurzeln und die dorsalen Hörner der grauen Substanz verhältnismäßig schwach ausgebildet. In ähnlicher Weise zeigt der Walfisch mit seiner dicken, für mechanische Reize wenig durchlässigen Haut nur eine geringe Entfaltung der dorsalen Hörner des Rückenmarks (Abb. 463). Die ventralen Hörner aber sind da hoch entwickelt, wo ihnen besondere Leistungen obliegen, z. B. beim Zitteraal (Gymnotus): in ihnen entspringen die effektorischen Nerven für das stark entwickelte elektrische Organ (Abb. 464). Bei den Landwirbeltieren gehören zu den Gliedmaßen mit ihrer vermehrten Oberfläche und Muskulatur auch besonders ausgezeichnete Stellen des Rückenmarks, die durch ihre Anschwellung schon äußerlich auffallen und eine bedeutende Vermehrung der grauen Substanz aufweisen: die sogenannte Nackenanschwellung für die vordere, die Lendenanschwellung für die hintere Gliedmaße. Kaum irgendwo treten diese so deutlich hervor wie bei den Schildkröten (Abb. 465). Bei diesen Tieren ist durch Verwachsung der Rippen mit dem Hautpanzer die Zwischenrippenmuskulatur überflüssig geworden; der dicke Hornüberzug der Hautbedeckung des Rückens macht eine reiche Innervierung derselben unnötig: daher ist ihr Rückenmark ziemlich schmächtig; um so mehr fällt dann die Verdickung des Marks für die Gliedmaßen (*B*, *D*) auf. Bei den Eidechsen ist die Nacken- und Lendenanschwellung deutlich, bei den verwandten Blindschleichen fehlt sie mit den Gliedmaßen. Wo das eine Gliedmaßenpaar ein starkes Übergewicht über das andre hat, macht sich das sogleich auch in der Bildung des Rückenmarks bemerklich. Bei der Fledermaus (Vesp. murinus Schreb.) ist eine verhältnismäßig lange und breite Nackenanschwellung vorhanden, die Lendenanschwellung ist undeutlich; ebenso ist die Lendenanschwellung bei der Robbe (Phoca vitulina L.) nicht deutlich ausgeprägt. Dagegen überwiegt beim Känguruh, dem vorwiegend die Hinterbeine zur Bewegung dienen, die Lendenanschwellung ganz auffällig und bei den alten Dinosauriern, die auf den riesigen Hintergliedmaßen halbaufrecht

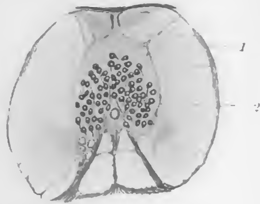


Abb. 464. Querschnitt durch das Rückenmark des Zitteraals.
1 dorsales Horn, 2 ventrales Horn der grauen Substanz mit mächtigen Ganglienzellen. Nach Fritsch.

daherschritten, können wir auf einen riesigen Umfang des Lendenmarks aus der Weite des Wirbelkanals in dieser Gegend schließen, die bei Stegosaurus das Zehnfache der Schädelhöhle beträgt.

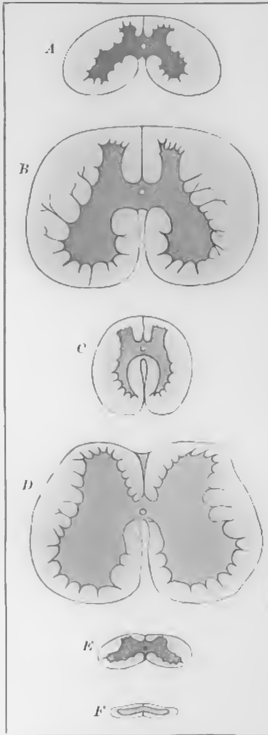


Abb. 465. Querschnitte durch das Rückenmark einer Schildkröte (Testudo graeca L.). A vom Übergang des Nachhirns zum Rückenmark, B Nackengegend, C Ruckengegend, D Lendengegend, E und F Schwanzgegend. Nach Stieda.

Auch das Verhalten der weißen Substanz trägt zur Formbestimmung des Rückenmarks nicht wenig bei. Vermehrung der kurzen Bahnen kann lokale Vermehrung der weißen Substanz bewirken. Die langen Bahnen aber, die vom Gehirn kommen und zum Gehirn gehen, müssen sich immer mehr anhäufen, je näher eine Stelle des Marks dem Gehirn liegt: die Querschnitte durch das Rückenmark der Schildkröte (Abb. 465) und die nebenstehende Reihe von Querschnitten durch das Rückenmark des Gorilla (Abb. 466) zeigen das aufs deutlichste. Bei den höheren Wirbeltieren, insbesondere bei den Säugern, ist infolge der zahlreichen Gehirnverbindungen das Weiße des Rückenmarks bedeutender entwickelt als bei den niederen; bei den Fischen, wo diese Verbindungen auf ein Mindestmaß beschränkt sind, ist daher auch das Weiß am geringsten ausgebildet.

Im ganzen muß dort das Rückenmark stärker ausgebildet sein, wo der Körper mannigfacher differenziert, die Zahl der Muskeln größer, die rezipierende Oberfläche ausgedehnter ist. Damit erklärt es sich, daß das Rückenmark eines Huhns dreimal so schwer ist als das eines etwa gleichschweren Karpfens (2,1 gr : 0,65 gr), oder das des Kaninchens über neunmal so schwer als das einer Schildkröte von gleichem Körpergewicht (3,64 gr : 0,39 gr).

Wie bei den Gliederfüßlern, so kommen auch bei den Wirbeltieren Verkürzungen des Marks vor, wenn auch die Lage im beschränkten Raume des Wirbelkanals eine so starke Konzentration, wie sie dort zuweilen eintritt, unmöglich macht. Ursprünglich reicht das Rückenmark so weit wie die Wirbelsäule, und die Rückenmarksnerven entspringen in der Höhe des Körpersegments, das sie versorgen, mit anderen Worten, des Wirbels, aus dem sie austreten. So bleibt es auch bei niederen Wirbeltieren; in vielen Fällen aber rückt der „Endkegel" des Marks nach vorn, so daß die Nervenwurzeln bis zu ihrer Austrittsstelle einen mehr oder weniger langen Weg im Wirbelkanal zurücklegen müssen, z. B. der zweite Sakralnerv des Menschen eine Strecke von 14 cm. Diese Verkürzung scheint eine funktionelle Bedeutung nicht zu besitzen; am ehesten wäre die Annahme berechtigt, daß dadurch die

inneren Verknüpfungen erleichtert und dabei Material gespart werde, während ja andrerseits für die Verlängerung der peripheren Nerven ein Mehraufwand nötig wird. Die Verkürzung ist am stärksten bei hochdifferenzierten Formen; unter den Säugern geht sie am weitesten bei der Fledermaus (Vesp. murinus), wo der Endkegel in der Höhe des 11. Rückenwirbels liegt; unter den Primaten steigert sich die Verkürzung mit zunehmender Entwicklungshöhe: bei einem Halbaffen (Lemur macao L.) liegt das Ende im 7. Lendenwirbel, bei einem Neuweltaffen (Hapale) im 6., bei Macacus (Abb. 467) im 4., beim Menschen im 1. Lendenwirbel. Die geringste Verkürzung zeigen primitive Formen: beim Kaninchen birgt der 3. Kreuzbeinwirbel, beim Schwein der 5., beim Igel der letzte Kreuzbeinwirbel den Endkegel des Rückenmarks. So scheint es fast, als ob wir es bei dieser Erscheinung mit einer phyletischen Entwicklungsrichtung zu tun haben, deren Zusammenhänge sich unserer Erkenntnis entziehen.

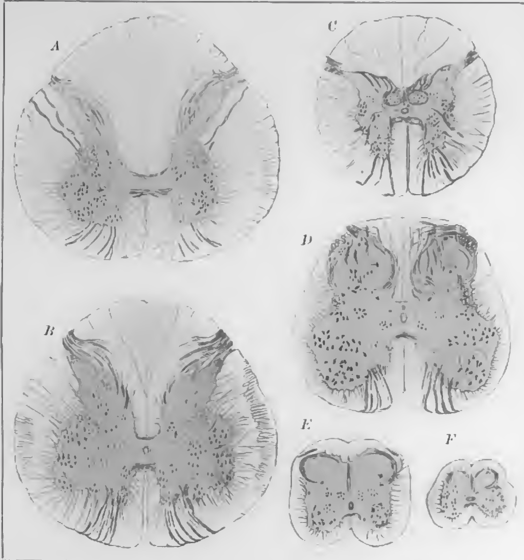


Abb. 466. Querschnitte durch das Rückenmark des Gorilla. *A* Halsgegend, *B* Nackengegend, *C* Rückengegend, *D* Lendengegend, *E* und *F* Schwanzgegend. Nach Waldeyer.

c) Das Gehirn der Wirbeltiere.

Während das Rückenmark in seiner Masse unmittelbar abhängig erscheint von der Größe des rezipierenden Innervationsgebietes und der Menge der versorgten Muskeln, läßt sich beim Gehirn ein ähnlicher Zusammenhang nicht erkennen. Denn obgleich das Gehirn eine viel geringere Körperfläche versorgt als das Rückenmark, ist es in seiner Masse diesem meist überlegen. Nimmt man das Gewicht des Rückenmarks als Einheit, so ist die Verhältnisgröße des Gehirns sehr wechselnd: bei der Blindschleiche (mit sehr langem Rückenmark) 0,35, beim Feuersalamander 0,9, beim Grasfrosch 1, beim Rind 1,5,

bei Karpfen, Huhn und Kaninchen etwa 2, beim Gürteltier (Dasypus) nahe an 3, bei Katze und Igel um 4, bei Fledermäusen etwa 6, bei einem Makak (Inuus) über 8, beim Menschen 26. Wenn auch diese Zahlenreihe in solcher Zusammenstellung nicht gerade viele Schlüsse gestattet, so zeigt sie doch das eine, daß bei höheren Tieren, besonders bei den Säugern, die Verhältnisgröße des Gehirns dem Rückenmark gegenüber bedeutend zunimmt. Das läßt sich nicht bloß daraus erklären, daß das Innervationsgebiet des Gehirns, der Kopf, jeden anderen Körperabschnitt an Differenzierung, an Größe und Zahl der Sinnesorgane und Mannigfaltigkeit der Muskelversorgung übertrifft. Denn wir finden bei sonst ähnlich gebauten Tieren von gleicher Körpergröße, wie etwa Hauskatze und Makak, das Rückenmark etwa gleich schwer, nämlich etwas über 7,5 g, die Gehirne dagegen sehr verschieden, bei der Katze 29 g, beim Makak dagegen über 62 g. Ebenso haben ein großer Hund, ein Gorilla und ein Mensch von etwa gleichem Körpergewicht Gehirne, die ungeheuer verschieden groß sind und sich etwa wie 1 : 3 : 9 (135 : 430 : 1350 g) verhalten.

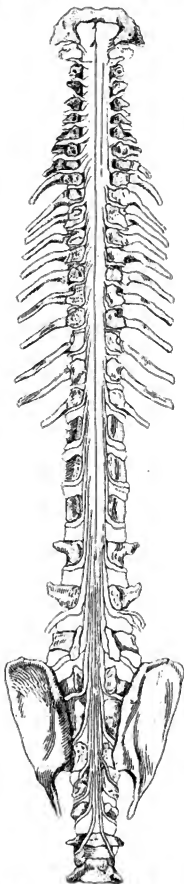


Abb. 467. Rückenmark eines Makak (Macacus rhesus Desm.) im geöffneten Wirbelkanal. Nach Flatau und Jacobsohn.

Der Grund für dieses verschiedene Verhalten ist nicht schwer einzusehen. Beim Rückenmark steht die überwiegende Masse der nervösen Bestandteile in unmittelbarer Beziehung zum Innervationsgebiet, so daß sie von der Ausdehnung des letzteren in ihrer Menge direkt beeinflußt wird; die Assoziationsbahnen dagegen, die zur Verknüpfung einzelner Teile des Marks untereinander oder mit dem Gehirn dienen, sind nicht besonders reichlich und wechseln vor allem bei Tieren der gleichen Klasse nur in engen Grenzen. Das Gehirn jedoch ist überaus reich an Assoziationsneuronen; große Teile desselben bestehen ausschließlich aus solchen und sind ganz ohne irgendwelche unmittelbare Verbindung mit den Rezeptionsorganen oder dem Bewegungsapparat. Wie bei den Gliederfüßlern, so haben auch hier diese Assoziationszentren sich jenen Teilen des Zentralnervensystems angeschlossen, die mit den Hauptsinnesorganen verbunden sind, dem Riechzentrum und dem Sehzentrum; dazu kommt noch ein weiteres derartiges Assoziationszentrum am Vorderende des Marks, das Kleinhirn.

In diesen Assoziationszentren finden die Teile des gesamten Nervensystems ihre Verknüpfung: das Rückenmark, das verlängerte Mark und die Zentren der Sinnesorgane. Je enger, zahlreicher und mannigfacher diese Verknüpfungen sind, um so leichter können die Erregungen, die aus den verschiedenen Sinnesorganen kommen, in Beziehung gebracht werden zueinander und vielleicht zu Spuren, die von früheren, gleichartigen Erregungen zurückgeblieben sind, um so schneller und mannigfaltiger abgestuft können die Reaktionen auf die äußeren Reize

erfolgen. Eine höhere Ausbildung der Assoziationsorgane im Nervensystem gestattet also eine bessere Ausnützung der körperlichen Fähigkeiten: die Verwendung der peripheren Apparate wird vielseitiger und entspricht mehr den äußeren Verhältnissen bezw. den Meldungen über dieselben, die von den Sinnesorganen ausgehen; die Lebensäußerungen kommen auf eine höhere Stufe. Wenn man also bei den höheren Wirbeltieren im ganzen Verhalten eine größere Mannigfaltigkeit und Anpassungsfähigkeit trifft, so sind es gerade die Assoziationsapparate des Nervensystems, auf deren Rechnung diese Überlegenheit zum großen Teile gesetzt werden muß. Das Rückenmark allein vermag nur reflektorische Reaktionen zu vermitteln, die stets in gleicher Weise ablaufen; die Modifizierung der Reaktion, ihre Abstufung nach den jeweiligen Verhältnissen, die völlige Unterdrückung mancher Reflexe in bestimmten Fällen, ferner alle Nerventätigkeit, deren psychische Begleiterscheinungen als Erinnerung, Überlegung, Wille bezeichnet werden, spielen sich in den Assoziationsneuronen des Gehirnes ab. Ihre hohe Ausbildung beim Menschen verschafft diesem seine beherrschende Stellung in der Natur.

Die verschiedene Ausbildung der Assoziationszentren ist es also in der Hauptsache, wodurch die außerordentliche Massenverschiedenheit der Gehirne bei den Wirbeltieren bedingt wird. Aber jene Abschnitte des Gehirns, die in unmittelbarer Verbindung mit den peripheren Organen, mit den Sinnesapparaten, den Muskeln u. a. stehen, sind in ihrem Verhalten durchaus nicht überall gleich, sondern werden, ebenso wie das Rückenmark, durch die Ausbildung dieser peripheren Apparate beeinflußt: die reiche Entfaltung des äußeren Riechorgans z. B. hat eine hohe Entwicklung der Riechzentren des Vorderhirns zur Folge, wie bei Haifischen und den meisten Säugern, oder dem vom Nachhirn aus innervierten elektrischen Organ des Zitterrochen (Torpedo) entspricht im Gehirn ein besonderer Lobus electricus, der fast den Umfang des Vorderhirns erreicht (Abb. 470 *B 7*). Von diesem doppelten Gesichtspunkt aus ist die Gestaltung des Gehirns in der Wirbeltierreihe zu beurteilen; bei jedem Abschnitt erhebt sich die Frage: welche Bildungen stehen unter dem Einfluß peripherer Verbindungen, und welche sind als Assoziationszentren aufzufassen?

Wie schon erwähnt, ist die Abgrenzung des Gehirns gegen das Rückenmark eine äußerliche: Gehirn nennen wir den Teil des Zentralnervensystems, der in der Schädelkapsel eingeschlossen ist, während das Rückenmark im Wirbelkanal liegt. Aber der an das Rückenmark anschließende Gehirnabschnitt, das Nachhirn, ist nach seinem Bau eine unmittelbare Fortsetzung des Rückenmarks; er geht ohne scharfe Grenze in dieses über, während er gegen die vorderen Hirnteile deutlich gesondert ist; mit Recht nennt man diesen Teil das verlängerte Mark. Nach vorn schließt sich daran eine Reihe kompliziert gebauter Einzelteile, die sich am besten nach den viel einfacheren Verhältnissen beim embryonalen Hirn überblicken lassen.

Das embryonale Rückenmarksrohr setzt sich bei allen Wirbeltieren in gleicher Weise an seinem Vorderende in ein Gebilde mit erweitertem Hohlraum fort, das durch zwei Einschnürungen in drei Abschnitte geteilt ist, die sogenannten drei primitiven Hirnbläschen (Abb. 468 *A*, *1+2*, *3*, *4+5*). Das dritte derselben, das Metencephalon, geht allmählich in das Rückenmark über; es entwickelt sich zum Nachhirn (5), und an seinem Vorderende bildet sich durch mehr oder weniger starke Verdickung seines dorsalen Abschnittes ein Assoziationszentrum, das Hinterhirn (*G 4*) oder, wie es bei den Säugern heißt, Kleinhirn. Das mittlere primitive Hirnbläschen (*3*), das Mesencephalon, wird

zum Mittelhirn und bildet als solches zunächst das Zentrum für die Sehorgane, wo die von den Augen kommenden Nervenfasern unter sich und mit anderen Nervenbahnen

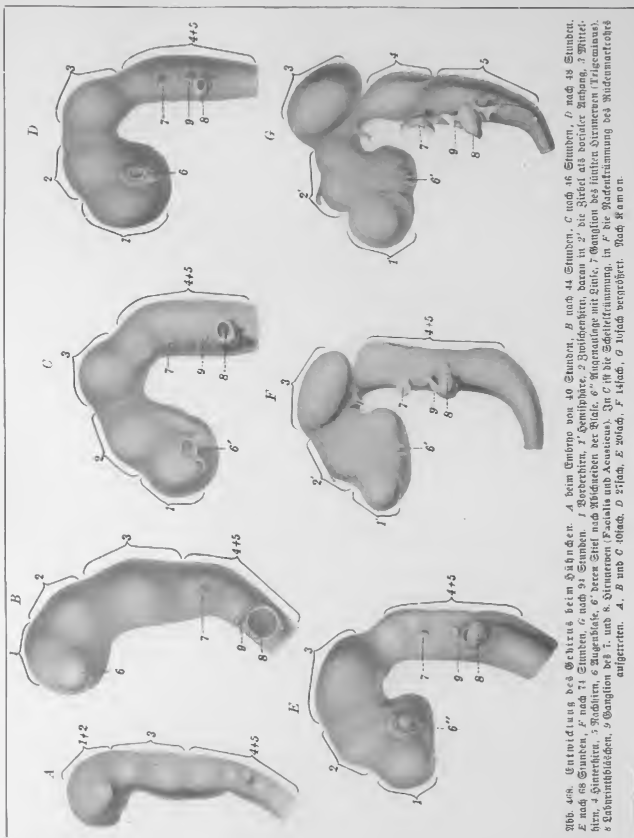


Abb. 468. Entwicklung des Gehirns beim Hühnchen. *A* beim Embryo von 40 Stunden, *B* nach 44 Stunden, *C* nach 46 Stunden, *D* nach 48 Stunden, *E* nach 68 Stunden, *F* nach 74 Stunden, *G* nach 94 Stunden. *1* Vorderhirn, *1'* Hemisphäre, *2* Zwischenhirn, daran in *2'* die Zirbel als dorsaler Anhang, *3* Mittelhirn, *4* Hinterhirn, *5* Nachhirn, *6* Augenblase, *6'* deren Stiel nach Abschneiden der Blase, *6''* Augenanlage mit Linse, *7* Ganglion des fünften Hirnnerven (Trigeminus), *8* Labyrinthbläschen, *9* Ganglion des 7. und 8. Hirnnerven (Facialis und Acusticus). In *C* ist die Scheitelkrümmung, in *F* die Nackenkrümmung des Rückenmarkrohrs aufgetreten. *A*, *B* und *C* 40fach, *D* 27fach, *E* 20fach, *F* 14fach, *G* 10fach vergrößert. Nach Kamon.

verknüpft werden. Das erste primitive Hirnbläschen oder Protencephalon ($1 + 2$) bildet den Mutterboden für die Entwicklung der nervösen Teile der paarigen Augen (6), die sich von ihm lostrennen und nur durch die Sehnerven mit ihm im Zusammenhang

bleiben; im übrigen gibt es zwei gesonderten Hirnabschnitten die Entstehung, dem Zwischenhirn (*2*) und dem Vorderhirn (*1*). Am Dach des Zwischenhirns bildet sich das unpaare Auge, das bei den meisten Wirbeltieren als „Zirbeldrüse" rudimentär wird (*2'* in *F'* u. *G*), während sein Boden als sogenannter Trichter (Infundibulum) mit einer drüsigen, von der Mundhöhle ausgehenden Epidermiseinstülpung, der Hypophyse, in Beziehung tritt. Das Vorderhirn entsteht in Form von 2 blasenförmigen Ausstülpungen (*1'* in *F* u. *G*) der Vorderwand des ersten primitiven Hirnbläschens und bildet in seinen basalen Teilen den Zentralapparat für das Riechorgan; der dorsale Abschnitt seiner blasenförmig aufgetriebenen Wandung aber liefert die sogenannten Hemisphären des Großhirns. In Mittel-, Zwischen- und Vorderhirn entwickeln sich in verschieden reichlichem Maße Assoziationszentren, wodurch der Bau dieser Gehirnteile noch mehr kompliziert wird.

Der Binnenraum des Nervenrohrs wird im Gehirn stellenweise zu engen Kanälen reduziert, während andere Stellen, die sogenannten Ventrikel, geräumiger bleiben. Als ersten und zweiten oder als paarige Ventrikel bezeichnet man die Hohlräume in den beiden Hemisphärenblasen, den dritten Ventrikel umschließt das Zwischenhirn, der vierte Ventrikel ist die sogenannte Rautengrube, die dorsal nur von einem dünnen Häutchen überdeckte Erweiterung des Zentralkanals im verlängerten Mark. Eine besondere biologische Bedeutung kommt den Ventrikeln nicht zu; ihre Entstehung ist lediglich die Folge der Wachstumsverhältnisse ihrer Wandung.

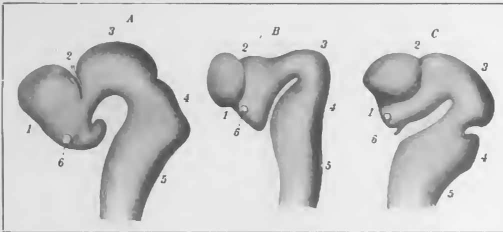


Abb. 469. Embryonale Gehirne von einem Haifisch (*A*, Acanthias), einem Amphibium (*B* Ichthyophis) und einem Säuger (*C*, Igel).
1 Vorderhirn, *2* Zwischenhirn, *3* Mittelhirn, *4* Hinterhirn, *5* Nachhirn, *6* Stiel des abgeschnittenen Augenbechers. Nach Kupffer, Burckhardt und Groenberg. Vgl. dazu Abb. 468 *F*.

Die embryonalen Gehirne der verschiedenen Wirbeltierklassen zeigen eine große Ähnlichkeit, wie aus der Vergleichung der Abbildungen 469 *A*—*C* ersichtlich ist. Das fertige Gehirn dagegen ist sehr verschieden. An dieser Verschiedenheit sind aber nicht alle Abschnitte in gleicher Weise beteiligt, sondern die einen sind mehr gleichförmig durch die ganze Reihe ausgebildet, die andern wechseln mehr: geringerem Wechsel unterliegen Nachhirn, Mittel- und Zwischenhirn, bei denen die Beziehungen zu peripheren Organen vorwiegen; von größter Mannigfaltigkeit in der Ausbildung ist das Hinterhirn und der sogenannte Mantel des Vorderhirns, die ganz aus Assoziationsneuronen aufgebaut sind: sie sind bei manchen Formen von außerordentlicher Größe, bei anderen bleiben sie klein (Abb. 470 u. 471). Aber man findet nicht etwa durchweg höher oder niedrer entwickelte Gehirne, es ist unmöglich etwa eine gleichmäßig aufsteigende Reihe aufzustellen; vielmehr sind hier die einen, dort andre Abschnitte höher ausgebildet. Selbst das Gehirn des Menschen, das ohne Zweifel vergleichsweise am höchsten organisiert ist, ist nicht etwa das denkbar höchste, es ist nicht in allen Abschnitten den Gehirnen andrer Wirbeltiere

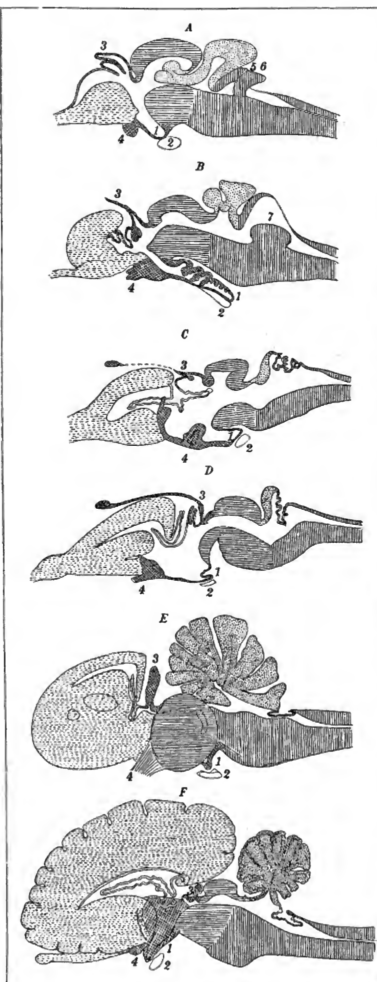


Abb. 470. Schematische Längsschnitte durch Wirbeltiergehirne. A Knochenfisch, B Zitterrochen (Torpedo), C Frosch, D Reptil, E Vogel, F Säuger. Das Vorderhirn ist längsgestrichelt, das Zwischenhirn gekreuzt schraffiert, das Mittelhirn längsschraffiert, das Hinterhirn punktiert, das Nachhirn querschraffiert. 1 Trichter, 2 Hypophyse, 3 Zirbel, 4 Sehnervenkreuzung, 5 Trigeminuslappen, 6 Vaguslappen, 7 Elektrischer Lappen. Etwas verändert nach Edinger.

überlegen: ein so niedrig stehendes Tier wie das Neunauge (Petromyzon) übertrifft es durch das funktionsfähige Scheitelauge im Zwischenhirn, und sein Riechzentrum steht hinter dem der meisten Säuger ganz beträchtlich zurück.

Das Nachhirn oder verlängerte Mark gehört seiner ganzen Ausbildung nach zum Rückenmark; allerdings weicht es von ihm in vielen Punkten seines Baues ab: durch bedeutendere Dicke und durch das Verhalten des Zentralkanals, durch die Anordnung der grauen Substanz und durch die Beschaffenheit der abgehenden Nerven.

Die größere Massenentwicklung des verlängerten Markes hat dieselben Ursachen wie die Verdickungen im Hals- und Lendenmark: sie steht unter dem Einfluß der peripheren Apparate, die mit ihm verbunden sind. Das verlängerte Mark ist der Markabschnitt der Kiemenregion bezw. der bei den Luftatmern aus ihr herausgebildeten Region des Visceralskeletts. In seinem Gebiet sind eine große Menge von hochwichtigen Organen eng zusammengedrängt: hierher gehört das Labyrinthorgan mit dem statischen und Hörapparat, hierher die Kiefer als Umbildungen des 1. Schlundbogens, der Atmungsapparat der wasseratmenden Wirbeltiere, die

Zunge mit ihrer sehr oft reichen Innervierung als Anhangsbildung des 2. und 3. Schlundbogens und die Luftröhre, in deren Skelett die übrigen Schlundbögen eingehen. Dazu kommen noch bei Fischen und Amphibien die Hautsinnesorgane der Kopfkanäle und die der Seitenlinie, die auch von hier aus innerviert werden. Diese Gegend mit ihrer komplizierten Anordnung der Muskulatur, mit ihrem Reichtum an Sinnesorganen erfordert gewaltige Nerven, die ihrerseits die bedeutende Ausbildung des Zentralapparats bedingen. Überdies gehen vom verlängerten Mark auch die Hauptnerven für die vegetativen Organe aus, für die Lungen, das Herz, den Darmkanal; die grundlegenden Lebensfunktionen, Atmung, Kreislauf, Verdauung werden von hier aus beherrscht. Schließlich finden sich hier wichtige Umschaltungsstellen, wo Erregungen, die aus dem Rückenmark zum Hirn gehen, auf andere Neuronen übertreten. Man kann einem Wirbeltiere das gesamte Rückenmark entfernen: es tritt dann zwar völlige motorische und sensorische Lähmung ein, aber nicht der Tod; man kann ihm alle Hirnteile vor dem Nachhirn wegnehmen, ohne daß es stirbt. Aber den Verlust des verlängerten Marks, dieses lebenswichtigsten Abschnittes des Zentralnervensystems, überlebt kein Wirbeltier.

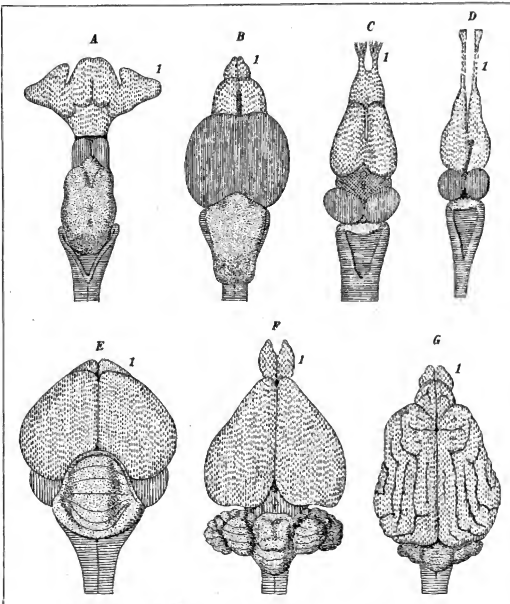


Abb. 471. Wirbeltiergehirne, von der Dorsalseite gesehen.
A Haifisch (Scyllium), *B* Knochenfisch (Lachs), *C* Amphibium (Frosch), *D* Reptil, *E* Vogel (Taube), *F* und *G* Säuger (Kaninchen und Hund). *1* Riechlappen. Schraffierung usw. wie in Abb. 470.

Das äußerlich schon sehr veränderte Aussehen des verlängerten Marks wird dadurch bedingt, daß der Zentralkanal sehr erweitert ist und den dorsalen Teil des Rohres gleichsam aufspaltet: seine dorsale Wandung wird zu einer dünnen, vielfach gefalteten Membran ausgedehnt, die den weiten Hohlraum, die sog. Rautengrube, überdeckt. Die graue Sub-

stanz, soweit sie derjenigen des Rückenmarks entspricht, liegt der Wand dieser Grube an. Zu ihr stehen die Nerven in der gleichen Beziehung wie im Rückenmark: die motorischen Teile der Hirnnerven entspringen von Zellen der grauen Substanz des verlängerten Markes; die rezeptorischen Abschnitte haben ihren Ursprung in Ganglien, die außerhalb des Zentralorgans liegen, wie die Spinalganglien außerhalb des Rückenmarks, und von ihren Zellen treten zentrale Fortsätze in das verlängerte Mark ein, periphere Fasern führen zu den Endorganen.

Von den Hirnnerven gehören nur der Riech- und Sehnerv nicht zum Gebiete des verlängerten Marks; diese beanspruchen ja auch darin eine Sonderstellung, daß sie als rezeptorische Nerven keine peripheren Ganglien haben, sondern das Sinnesorgan direkt mit dem Gehirn verbinden. Alle übrigen Hirnnerven gehören zum verlängerten Mark, also von den 12 Nervenpaaren 10. Es sind die Augenmuskelnerven Oculomotorius, Trochlearis und Abducens als 3., 4. und 6. Hirnnerv, der Trigeminus als 5., der Facialis mit dem entwicklungsgeschichtlich nahestehenden Hörnerven (Acusticus) als 7. und 8., der Vagus und der ihm angeschlossene Accessorius als 10. und 11. und die Zungennerven Glossopharyngeus und Hypoglossus als 9. und 12. Hirnnerv. Diese Hirnnerven zeigen aber nicht die bei den Rückenmarksnerven regelmäßig wiederkehrende Zusammensetzung aus motorischer und rezeptorischer Wurzel, und auch die streng segmentale Anordnung ist bei ihnen nicht wahrzunehmen. Es sind nur drei von ihnen, die regelmäßig gemischter Natur sind, d. h. einen motorischen und rezeptorischen Anteil haben, das ist der 10. oder Vagus, der 9. oder Glossopharyngeus und der 5. oder Trigeminus. Bei den niederen Wasserwirbeltieren hat auch noch der 7. Hirnnerv (Facialis) eine rezeptorische neben der motorischen Wurzel; bei den luftlebenden Wirbeltieren jedoch gehen die Hautsinnesorgane des Kopfes und der Seitenlinie, die vom Facialis innerviert werden, zugrunde, und damit auch die rezeptorische Wurzel dieses Nerven. Außerdem hat aber die Annahme große Wahrscheinlichkeit, daß der rein rezeptorische 8. Hirnnerv, der Acusticus, nur ein selbständig gewordener Teil der rezeptorischen Facialiswurzel ist. Ein ähnlicher Vorgang, wie er sich beim Facialis in der Stammesentwicklung abspielt, läßt sich bei manchen Wirbeltieren in der Wurzelentwicklung am 12. Hirnnerv, dem Hypoglossus, beobachten: bei Selachiern, Amphibien und beim Menschen ist in embryonaler Zeit eine sensorische Wurzel des Hypoglossus nachgewiesen, die sich vor Beendigung der Entwicklung rückbildet. So ist es gerechtfertigt, auch bei den rein motorischen Hirnnerven, dem Accessorius und den Augenmuskelnerven, ein Verschwinden der rezeptorischen Wurzel durch Atrophie anzunehmen.

Wie die Regelmäßigkeit der Nervenanordnung am verlängerten Mark einerseits durch die Rückbildung gewisser Nervenabschnitte beeinträchtigt wird, so wirkt andrerseits die Hypertrophie andrer Nerven nach der gleichen Richtung. Von besonderer Mächtigkeit sind der Trigeminus (5.) und der Vagus (10.) in Übereinstimmung mit ihrer starken Inanspruchnahme. Der Trigeminus ist vor allem der Nerv des Kieferbogens; er innerviert als solcher die Zähne und die Kaumuskeln und sendet zugleich einen starken Ast in die Zunge; bei den Vögeln und Reptilien ist sein frontaler sensorischer Kern viel kleiner als bei den anderen Wirbeltieren, wo in der Kiefergegend Weichteile mit Sinnesorganen in viel reicherer Ausbildung vorhanden sind. Die Aufgabe des Vagus ist die Innervation der Eingeweide: Atmung, Herztätigkeit und Darmarbeit werden von ihm beeinflußt. Der motorische Facialis (7.) gewinnt bei den Säugern mit zunehmender Bedeutung der Gesichtsmuskulatur beträchtlich an Umfang, ebenso wie in dieser Klasse der zur Schnecke

gehende Ast des Labyrinthnerven (8.) entsprechend der Größe der Schnecke bedeutend zunimmt. Auch der Hypoglossus (12.) erreicht bei den Säugern seine höchste Ausbildung, im Zusammenhang mit der hohen Beweglichkeit ihrer Zunge.

In der grauen Substanz des verlängerten Marks finden sich neben den Anhäufungen der Zellen, von denen die motorischen Abschnitte der Hirnnerven ausgehen, auch noch Zellhaufen an jenen Stellen, wo die Fasern der rezeptorischen Nerven in dasselbe eintreten: es sind die Zellkörper von Assoziationsneuronen, welche die von den zentripetalen Nerven übermittelten Erregungen weiter leiten und eine Verbindung besonders mit dem Hinterhirn, dem Mittel- und Zwischenhirn herstellen. Diese Zellanhäufungen werden „Kerne" der betreffenden Nerven genannt. Dazu kommen noch die aus dem Rückenmark kommenden oder zu ihm hinführenden Bahnen, die auf ihrem Wege zu oder von den vorderen Hirnabschnitten das verlängerte Mark passieren und in ihm allerhand Umordnungen und Umschaltungen erfahren. Die wichtigsten dieser Umordnungen sind die sogenannte Schleifen- und die Pyramidenkreuzung (Abb. 472 *A* u. *B*). Die sensorischen Bahnen der Dorsalstränge des Rückenmarks endigen in zwei paarigen Kernen (den Kernen des zarten und des Keilstrangs); sie treten hier in Beziehung zu Assoziationsneuronen, denen sie die geleiteten Erregungen übermitteln; die Achsenfortsätze dieser Neuronen kreuzen sich ventral vom Zentralkanal und ziehen dann weiter nach vorn zum Mittel- und Zwischenhirn; diese sensorische Kreuzung heißt Schleifenkreuzung (*A*). Bei den Säugern liegt am hinteren Ende des verlängerten Marks die Pyramidenkreuzung (*B*): die von den Pyramidenzellen des Großhirnmantels kommenden Stränge, die im ventralen Teile des Nachhirns nach hinten ziehen, kreuzen sich vor Eintritt in das eigentliche Rückenmark, so daß die Fasern der rechten Seite in die linken Seitenstränge des Marks eintreten und umgekehrt; wo auch, wie beim Menschen, ventrale Pyramidenstrangbahnen vorkommen, beteiligen sich die Fasern derselben nicht an der Pyramidenkreuzung, sondern kreuzen sich erst unmittelbar vor ihrem Ende, ehe sie an die motorischen Zellen der Ventralhörner herantreten, dicht unter dem Zentralkanal; somit sind schließlich alle von den Pyramidenzellen kommenden Fasern ge-

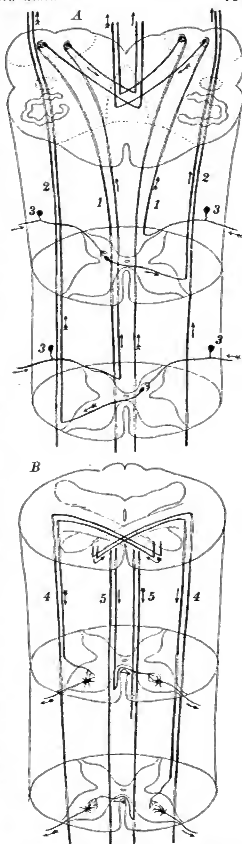


Abb. 472 Schema der Kreuzungen der hauptsächlichen sensorischen (*A*) und motorischen (*B*) Bahnen des menschlichen Rückenmarks, von der Ventralseite gesehen (der obere Querschnitt geht durch das Nachhirn). In *A* werden die Wege der von rechts kommenden Erregungen durch schwanzlose Pfeile, die Wege der von links kommenden durch geschwänzte Pfeile gezeigt, in *B* ebenso die Wege der nach rechts gehenden (aus der linken Gehirnrinde kommenden) Erregungen durch geschwänzte, die Wege der nach links gehenden durch schwanzlose Pfeile. *1* Dorsalstrangbahnen, *2* Rückenmark-Zwischenhirnbahn, *3* Spinalganglienzellen, *4* seitliche und *5* ventrale Pyramidenbahn.

kreuzt. Durch diese Kreuzungen wird bewirkt, daß eine rechtsseitige Störung, die durch einen Bluterguß oder einen Abszeß in der Großhirnrinde entsteht, eine Lähmung auf der linken Körperseite zur Folge hat und umgekehrt. Welche biologische Bedeutung aber diese Kreuzungen haben, das ist zur Zeit noch unbekannt. — Eine andre umfangreiche Umschaltungsstätte im verlängerten Mark ist der sog. Olivenkern; von ihm geht eine starke Bahn gemeinsam mit den Rückenmark-Kleinhirn-Strangbahnen zum Hinterhirn.

Das Hinterhirn oder Kleinhirn überquert den vordersten Abschnitt des verlängerten Marks; es ist gleichsam eine Verdickung des Dachs des Nervenrohrs an dieser Stelle und steht durch die sogenannten vorderen und hinteren Kleinhirnschenkel mit den übrigen Teilen des Zentralapparats in Beziehung. Über seine Funktion sind die Ansichten der Forscher vielfach auseinandergegangen. Man hat versucht, die Bedeutung des Kleinhirns dadurch zu ermitteln, daß man bei Wirbeltieren, besonders Säugern und Vögeln, diesen Hirnteil herausoperierte und die Folgen dieses Eingriffes beobachtete; es zeigten sich auffällige Störungen in der Bewegung, Umfallen, Rückwärtsgehen, Rotationsbewegungen u. a. Daraus zog man den Schluß, daß das Hinterhirn das Zentrum für die Koordination der Bewegungen sei. Wenn aber die Tiere jene Operation länger überlebten, so verschwanden jene Störungen größtenteils und ihre Bewegungsfähigkeit stellte sich allmählich wieder ein. Entweder waren es also nur Begleiterscheinungen, die infolge der Reizung anderer Hirnteile durch den operativen Eingriff auftraten; oder aber, was auch möglich ist, haben wir im Kleinhirn zwar ein Zentrum für Bewegungskoordination zu sehen, es ist jedoch nicht das einzige, sondern teilt diese Betätigung mit anderen Zentren, die für sich allein zunächst keinen vollen Ersatz bieten können, aber die Lücke allmählich durch vermehrte Tätigkeit ausfüllen. Stets aber bleibt nach der Operation eine Verminderung der Muskelkraft und leichtere Ermüdbarkeit zurück, sowie ein gewisses Schwanken der Bewegungen. Man muß daher, nach dem Ergebnis der zahlreichen Tierversuche, eine Haupttätigkeit dieses Hirnteils darin erblicken, daß er auf Grund der Erregungen, die er von den rezeptorischen Nerven der Muskeln, Sehnen und Gelenke empfängt, den Grad der Spannung der Muskeln während der Tätigkeit und Ruhe reguliert und damit die feinere Motilität beherrscht und das Kraftvermögen erhöht, über das der Muskelapparat verfügt. So finden andere Abschnitte des Zentralnervensystems, die auf den Bewegungsapparat einwirken, diesen schon in bestimmter Weise vorbereitet. Dagegen leidet beim Fehlen des Hinterhirns die Kraft und Folge der Bewegungen not, da den anderen Zentralteilen die Regulierung derselben allein obliegt.

Diese Wichtigkeit des Hinterhirns für den kraftvollen Ablauf und wohl auch für das geregelte Zusammenwirken der Bewegungen macht uns die Verschiedenheit seiner Ausbildung bei den verschiedenen Wirbeltieren verständlich (Abb. 470 und 471). Am kleinsten ist es bei den Cyklostomen, den Lurchfischen und Amphibien, wo es nur eine verhältnismäßig dünne, den Vorderrand der Rautengrube überbrückende Falte bildet. Dagegen ist es bei Haien und Knochenfischen, bei Vögeln und Säugern mächtig entwickelt; vielfach, besonders bei Vögeln und Säugern, ist seine Oberfläche und damit die Masse der eingelagerten Ganglienzellen durch quere Falten außerordentlich vergrößert. Es sind hauptsächlich Tiere mit kriechender Lebensweise, Schlammbewohner und kurzbeinige Landtiere mit schleppendem Bauch, die ein kleines Hinterhirn haben; dagegen besitzen kraftvolle Schwimmer und Flieger dies Organ in besonders massiger Ausbildung. So ist denn auch in der Reihe der Reptilien das Hinterhirn klein, außer bei denen, die schwimmen, wie Krokodilen und Schildkröten. Auch die Vergleichung zwischen dem

mächtigen Hinterhirn der im freien Wasser schwimmenden Haie und der geringen Ausbildung desselben bei den nahe am Boden als Grundfische lebenden Rochen ist lehrreich. Auch bei den Säugern, die auf ihren vier mehr oder weniger hohen Beinen wie auf Stelzen gehen, finden wir ein gut entwickeltes Hinterhirn; den Namen Kleinhirn hat es nur im Gegensatz zu dem noch größeren Vorderhirn oder Großhirn erhalten. Bezeichnenderweise ist beim neugebornen Menschen, der noch nicht gehen kann, das Kleinhirn im Verhältnis zum Großhirn viel kleiner als beim Erwachsenen, nämlich $^1/_{16}$ bis $^1/_{18}$ des Großhirns gegen $^1/_8$ bis $^1/_9$. So steht die Größe des Hinterhirns in enger Beziehung zu den Anforderungen, die an die Bewegungsfähigkeit der betreffenden Tiere gestellt werden.

Nach vorn schließt sich an das verlängerte Mark und das Hinterhirn ein mächtiger Hirnabschnitt an, das Mittelhirn. Im Gegensatz zum Hinterhirn zeigt es eine große Gleichmäßigkeit durch die ganze Tierreihe; wir müssen annehmen, daß es zu den lebenswichtigsten Abschnitten des Nervensystems gehört. Bei den meisten Wirbeltieren übertrifft das Mittelhirn alle übrigen Hirnabschnitte an Masse: in der Mächtigkeit und Zahl der einstrahlenden Faserzüge, die aus fast allen Teilen des Zentralnervensystems stammen, und in der Mannigfaltigkeit der vermittelten Verknüpfungen ebenso wie in der großen Menge der Verbindungen zwischen rechter und linker Seite steht das Mittelhirn nur hinter dem Großhirn der Säugetiere zurück. Aber gerade bei den Säugern ist das Großhirn eine mächtige Konkurrenz für das Mittelhirn; dies ist daher hier verhältnismäßig geringer ausgebildet als bei den übrigen Gruppen und gewinnt nur an Umfang durch die mächtigen Fasermassen, die es auf dem Wege vom Großhirn zu den hinteren Zentralteilen durchziehen.

Man unterscheidet das Mittelhirndach von der Mittelhirnbasis. Im Mittelhirndach endigen bei den meisten Wirbeltieren die in der Netzhaut entspringenden Fasern des Sehnerven; sie splittern in Endbäumchen auf und treten durch diese mit andern Neuronen in Beziehung; diese sind andrerseits mit Fasern aus den verschiedensten Hirngegenden verknüpft. So ist also im Mittelhirndach reichlich Gelegenheit gegeben zur Übertragung der optischen Erregungen, die durch den Sehnerven eintreten, auf andre Nervenbahnen und zu ihrer Verknüpfung mit andersartigen Erregungen. Der Zusammenhang mit dem mächtigsten Sinnesorgan ist es wohl auch, der dem Mittelhirndach eine so hervorragende Bedeutung gibt. Daher ist bei Knochenfischen und Vögeln, wo der Gesichtssinn die andern Sinne weit überwiegt und die Sehnerven sehr stark entwickelt sind, auch das Mittelhirndach besonders groß. Bei den Säugern dagegen tritt der bedeutendere Teil des Sehnerven in den weiter vorn gelegenen „Kniehöcker", das Corpus geniculatum externum, des Zwischenhirns ein (Abb. 473), von wo reichliche Verbindungen zu dem Abschnitt der Großhirnrinde gehen, den wir als Sehrinde kennen lernen werden. Damit gibt das Mittelhirn einen großen Teil seiner Aufgaben an Zwischen- und Großhirn ab und wird in der Reihe der Säuger als Sehzentrum mehr und mehr rudimentär, bis sich beim Menschen die Leistung nach dieser Richtung auf den Pupillenreflex beschränkt. Die Hauptarbeit in der Verarbeitung der optischen Reize und deren Weiterbeförderung zur Großhirnrinde hat das Zwischenhirn übernommen.

Das Zwischenhirn, das dem Mittelhirn nach vorn folgt, ist nach seiner Verrichtung noch wenig bekannt. Die Ganglien, die den Stamm des Zwischenhirns bilden, insbesondere der sogenannte Sehhügel (Thalamus opticus), stehen bei niederen Wirbeltieren zurück gegenüber denen der Säuger. Sie bilden ein Zentrum mit eigenen Neuronen, das zwischen die Großhirnrinde und die hinteren Hirnteile eingeschaltet ist. Demgemäß sind

sie bei den Fischen und Amphibien gering und gewinnen erst an Bedeutung mit der steigenden Ausbildung der Großhirnrinde, um dann bei den Säugern ihre volle Entfaltung zu erreichen. Die einzelnen „Kerne" des Sehhügels bei den Säugern entsprechen ganz bestimmten Rindenbezirken und degenerieren, wenn diese verletzt werden; man kann hier die Sehhügel „als eigentliche Vorwerkstätte" betrachten, aus der die Großhirnrinde die schon verarbeiteten Sinneserregungen „gleichsam aus letzter Hand schöpft". Daß ein beträchtlicher Teil des Sehnerven bei den Säugern ins Zwischenhirn eintritt, um dort eine Verbindung mit dem Großhirn zu finden, wurde schon erwähnt.

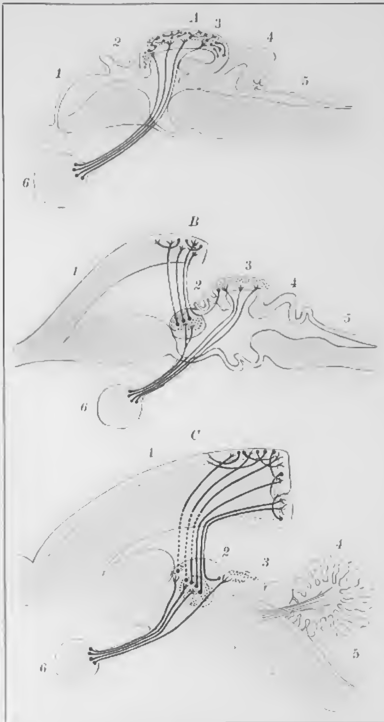


Abb. 473. Verlagerung des Sehzentrums vom Mittelhirn ins Großhirn. Die Bahnen des Sehnerven und der anschließenden Neuronen sind stark ausgezogen, *A* beim Fisch, *B* beim Reptil, *C* beim Säuger. *1* Vorderhirn, *2* Zwischenhirn, *3* Mittelhirn, *4* Hinterhirn, *5* Nachhirn, *6* Augapfel. Nach Monakow.

Besonderes Interesse verdient das Zwischenhirn wegen seiner Anhänge. In der dorsalen Mittellinie des Zwischenhirndaches erhebt sich eine schlauchartige Ausstülpung, die Epiphyse oder Zirbeldrüse; ihre Gestaltung wechselt außerordentlich: beim Neunauge und manchen Reptilien trägt sie auch beim fertigen Tiere an ihrem Ende ein wohlausgebildetes Sehorgan, das unpaare Parietalauge, das in einer Durchbohrung der Schädelkapsel unter der Haut liegt; bei den Haifischen und Schmelzschuppern reicht das bläschenförmige Ende der Zirbel wenigstens noch bis in eine Lücke des Schädelknorpels, das Sehorgan aber ist rückgebildet; bei Vögeln und vollends bei Säugern wird die Zirbel noch mehr rudimentär. Der Boden des Zwischenhirns ist trichterförmig eingesenkt und bildet den sogenannten Trichter (Infundibulum); dieser tritt mit einem epithelialen Drüsenorgan, das sich vom Mundhöhlendache aus entwickelt hat, in enge Beziehung und bildet mit ihm den Hirnanhang oder die Hypophyse (Abb. 470, *1* u. *2*), ein Organ, das vielleicht für die Stoffwechselvorgänge im Gehirn von Bedeutung ist. Vor der Hypophyse liegt die Sehnervenkreuzung dem Boden des Zwischenhirns an, im Anschluß an die Stiele der embryonalen Augenblasen, die sich in der Gegend des Zwischenhirns ansetzen.

Die paarigen Hemisphären des Vorder- oder Endhirns lassen verschiedene Abschnitte unterscheiden: basal liegt das Riechhirn, das die Grundlage des Vorderhirns bildet; ihm lagert das sogenannte Stammganglion oder der Streifenkörper (Corpus striatum) auf, und die seitlichen und oberen Wände der ursprünglichen Hemisphärenblasen werden zum Mantel (Pallium). Riechhirn und Stammganglion sind im allgemeinen gleichartig ausgebildet und variieren in verhältnismäßig engen Grenzen. Die ungeheuren Größenunterschiede, die sich in der Ausbildung des Vorderhirns in der Tierreihe bemerkbar machen, beruhen in der Hauptsache auf verschiedener Entwicklung des Mantels bei den verschiedenen Formen: während er bei den Knochenfischen nur ein dünnes epitheliales Häutchen vorstellt (Abb. 470 *A*), das das Stammganglion überdeckt, nimmt er bei den Säugern einen so mächtigen Umfang an, daß er sich nach hinten über fast alle übrigen Hirnteile überlagern kann und so den Namen Mantel erst hier zu Recht trägt und die Bezeichnung Großhirn für das ganze Vorderhirn veranlaßt (Abb. 474).

Im Stammganglion und im Riechhirn verhalten sich weiße und graue Substanz wie in den übrigen Hirnabschnitten: die graue Substanz liegt im allgemeinen gegen den Hohlraum des Gehirns, die weiße nach außen; oft aber finden sich Inseln grauer Substanz in die weiße eingesprengt und bilden dort besondere „Kerne". Im Vorderhirnmantel aber kommt es von den Reptilien an zur Entwicklung einer Rindenschicht von grauer Substanz, ähnlich wie im Kleinhirn, während stellenweise der Seitenventrikel von weißer Substanz begrenzt wird.

Die beiden Hemisphären sind ursprünglich nur an ihrer gemeinsamen Ursprungsstelle, also ganz in der Nachbarschaft des Zwischenhirns, durch zwei querverlaufende Faserzüge, sogenannte Kommissuren, miteinander verbunden; erst in der Reihe der Säuger bildet sich, mit der Zunahme des Hirnmantels, die eine dieser Kommissuren zu einem der Länge nach ausgedehnten, mehr oder weniger dickem Faserzug aus, dem Balken, der, bei Kloakentieren, Beutlern und Insektenfressern noch unbedeutend, in den höheren Ordnungen (Abb. 479, *12*) an Umfang mächtig zunimmt und die Mantelhälften verbindet, während neben ihm noch drei weitere Kommissuren, die vordere, mittlere und hintere, die Verbindung der beiden Vorderhirnhälften besorgen.

Das Stammganglion unterliegt in seiner Ausbildung nur geringem Wechsel: es springt als etwa eiförmiger Körper in den Ventrikelraum vor. Die von ihm ausgehenden Bahnen reichen nicht weiter als bis zum Zwischenhirn. Über seine physiologische Bedeutung ist nichts Genaueres bekannt.

Der Riechapparat nimmt die Basis des Vorderhirns ein. Überall ist es ein Auswuchs der Hemisphäre, der Riechlappen (Lobus olfactorius), der mit seiner kolbenförmigen Endanschwellung, dem Riechkolben (Bulbus olf.), bis an den Grund der Nasengrube reicht und dort die von der Nasenschleimhaut kommenden Riechnervenfasern aufnimmt; der Riechkolben hat zuweilen, wenn die Strecke zwischen Nasengrube und Ende des Gehirns lang ist, einen langgezogenen Stiel, der aber nicht als Riechnerv zu bezeichnen ist, sondern einen Hirnteil bildet. An den Riechlappen schließen sich die zentralen Abschnitte des Riechhirns, die unter dem Stammganglion liegen. Die Größe des zentralen Riechapparates wechselt entsprechend der Ausbildung des Geruchssinns bei den verschiedenen Wirbeltieren. Ganz auffallend ist der Unterschied dieses Hirnteils bei Selachiern und Knochenfischen (Abb. 471), von denen sich die ersteren bei der Nahrungssuche vorwiegend durch den chemischen Sinn leiten lassen, während bei den Knochenfischen für die Orientierung die Augen durchaus die Hauptrolle spielen. Bei Amphibien und Reptilien ist die Aus-

bildung des Riechhirns nicht bedeutend, bei den Vögeln überaus gering. Hervorragend entwickelt ist der Geruchssinn, und damit das Riechhirn (Abb. 476, 6—9), wieder bei den Säugetieren, wo er meist den Gesichtssinn an Schärfe weit übertrifft.

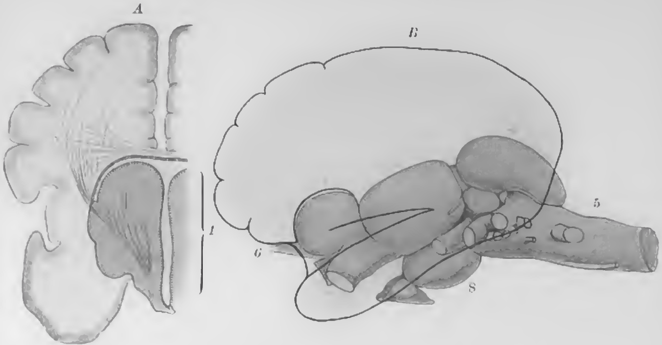


Abb. 474. Vergleich des Vorderhirns bei Knochenfisch und Säuger. *A* Frontalschnitt durch das Vorderhirn eines Knochenfisches (getönt, *1*) mit eingezeichnetem Umriß eines Säugerhirns; zeigt das Verhältnis des Stammganglions zum Mantel bei beiden. *B* Über das Gehirn eines Schellfisches sind die Umrisse des Vorderhirns eines Säugers gezeichnet. *1* Vorderhirn, *3* Mittelhirn, *4* Hinterhirn, *5* Nachhirn, *6* Riechkolben, *7* Sehnerv, *8* Trichter. Nach Edinger.

Der Hirnmantel, der bei den Knochenfischen als dünnes epitheliales Häutchen keine andre Rolle spielt als das epitheliale Dach der Rautengrube, zeigt schon bei Rundmäulern und Selachiern am Rande Verdickungen; bei den Amphibien ist er stärker verdickt und nimmt bei den Sauropsiden weiter an Umfang und Dicke zu. In der Reihe der Säuger wird er schließlich der mächtigste Hirnabschnitt, der dem Vorderhirn das gewaltige Übergewicht über alle übrigen Gehirnteile gibt (Abb. 474 und 475); so wiegen die Hemisphären schon bei niederen Säugern, wie Kaninchen und Maulwurf, mehr als die Hälfte des gesamten Gehirns; bei dem Menschen, wo sie ihre höchste Ausbildung erlangen, beträgt ihre Masse fast vier Fünftel des Hirngewichts.

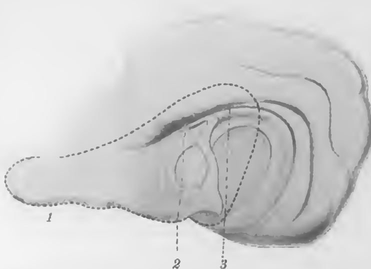


Abb. 475. In den Medianschnitt des Vorderhirns vom Beutelwolf (Thylacinus) ist das Vorderhirn eines Reptils eingezeichnet. *1* Riechlappen, *2* Gyrus limbicus, *3* Ammonshorn. Nach Edinger.

Wo zuerst eine deutliche Hirnrinde auftritt, steht sie im Dienste des Riechapparats; erst allmählich kommen in der Wirbeltierreihe zu dieser Riechrinde, dem Archipallium, noch weitere Rindenteile hinzu, das Neopallium. Die Ausdehnung der Riechrinde ist besonders bei den Säugern bedeutend, wechselt aber auch hier je nach der Bedeutung des Geruchssinns für die Tiere;

sie erstreckt sich an der äußeren Seite der Hemisphären bis zu einer bestimmten Furche, der Fissura rhinalis; an der Medianseite umfaßt sie den Großhirnteil, der als Lobus limbicus zusammengefaßt wird; er wird vom Balken durchsetzt und enthält unter anderem regelmäßig die oft mächtig ausgebildete Faltung des Ammonshorns, den Gyrus hippocampi (Abb. 477, 2 u. 479, 4). Eine Unmenge von Assoziationsbahnen verbinden die einzelnen Teile dieses Gebietes untereinander und mit den Nachbargebieten. Sehr mächtig ist die Riechrinde bei den kleinen, oft nächtlich lebenden Säugern entwickelt, die kurzbeinig und daher mit der Nase dem Boden nahe, an freier Umschau aber behindert sind, wie Igel (Abb. 476) oder Gürteltier. Bei schlechten Riechern aber, den Primaten und den Wassersäugetieren, ist die Gesamtheit des zentralen Riechapparats gering ausgebildet: man vergleiche nur auf nebenstehender Abbildung (Abb. 477) das gewaltige Riechhirn

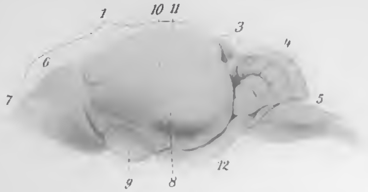


Abb. 476. Gehirn des Igels von links.
1 Vorderhirn, 3 Mittelhirn, 4 Hinterhirn, 5 Nachhirn, 6 Riechkolben mit den einstrahlenden Riechnervenfasern 7, 8 Riechlappen, 9 sog. Tuberculum olfactorium, 10 Fissura rhinalis, 11 Neopallium, 12 Trigeminus.

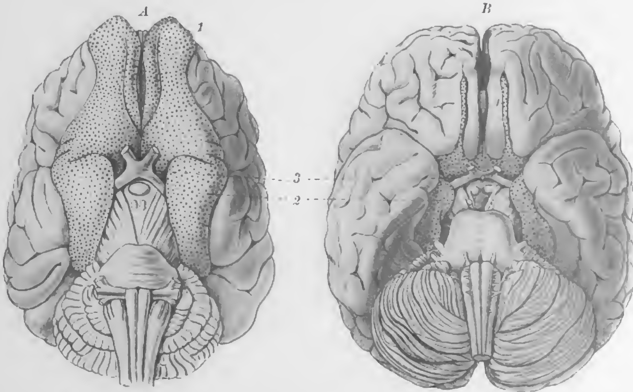


Abb 477. Gehirn vom Hund (A) und vom Menschen (B), von der Unterseite, zur Vergleichung der Riechzentren, die durch Punktierung hervorgehoben sind.
1 Riechkolben, 2 Ammonshorngebiet, 3 Sehnervenkreuzung. Nach Gegenbaur.

des Hundes mit dem kleinen des Menschen! Bei den Delphinen vollends sind diese Teile völlig rudimentär geworden.

Der Abschnitt des Vorderhirns, der zum Neopallium wird, ist als schmaler Streifen schon bei den Amphibien und Reptilien am äußeren Rande der Hemisphären nachweisbar. Bei den Vögeln ist das primäre optische Zentrum mit diesem Abschnitt der Vorderhirn-

rinde verknüpft; am höchsten erscheint das Großhirn bei den Papageien ausgebildet, wo wir auch eine Andeutung von Furchen auf dem Mantel treffen; Exstirpation des Vorderhirns hat hier Bewegungsstörungen zur Folge, was bei keinem anderen Vogel beobachtet ist. Aber erst bei den Säugern entwickelt sich das Neopallium zu jener überragenden Bedeutung; seine mächtige Größe ist es, die das geistige Übergewicht der Säuger über die anderen Wirbeltiere bedingt. So erstrecken sich denn auch die Verbindungen des Vorderhirns hier weiter auf die übrigen Hirnteile als bei den niederen Wirbeltieren. Bei den Amphibien steht nur das Zwischenhirn in unmittelbarer Verbindung mit dem Vorderhirn, bei den Sauropsiden auch das Mittelhirn; bei den Säugern aber verlaufen die vom Vorderhirn ausgehenden Faserzüge bis ins Rückenmark und reichen bis an dessen Ende; nur eine unmittelbare Verbindung zwischen Vorderhirn und Hinterhirn (Kleinhirn) ist nicht bekannt.

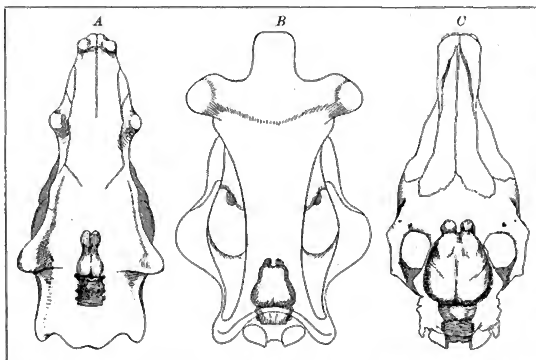


Abb. 478. Gehirne von Dinoceras mirabile Marsh aus dem Eocän (A), Brontotherium ingens Marsh aus dem Miocän (B) und unserem Pferd (C), in den Schädel eingezeichnet. Nach Marsh.

Erst allmählich ist innerhalb des Säugerstammes diese hohe Ausbildung des Vorderhirns aufgetreten. Man hat bei einer Anzahl von Säugern der Tertiärzeit einen Steinkern, gleichsam als Abguß des Gehirns, im Schädel gefunden und hat von vielen Formen Gipsausgüsse der Schädelhöhle angefertigt, die ein überraschend genaues und detailreiches Bild der Hirnform liefern; daher sind wir über das Aussehen des Gehirns dieser Tiere ziemlich gut unterrichtet. Diese Gehirne gleichen mehr einem Reptiliengehirn als dem eines jetzt lebenden Säugers. Vergleicht man ein solches Gehirn eines tertiären Huftiers, z. B. von Dinoceras oder Brontotherium mit dem eines jetzigen Huftiers, etwa eines Pferdes (Abb. 478), so fällt die geringe Größenentwicklung dieses Organs und besonders des Vorderhirns bei jenen alten Säugern in die Augen. Aber auch bei niederer stehenden unter den jetzt lebenden Säugern ist die Entwicklung der Hemisphären geringer: bei Igel und Gürteltier bedecken die Hemisphären das Mittelhirn nicht ganz, so daß ein Teil desselben vor dem Kleinhirn sichtbar bleibt. Bei den Nagern (Abb. 471 F) und den Huftieren ist das Vorderhirn etwas größer, noch größer bei den Raubtieren (Abb. 471 G), am mächtigsten bei den Primaten und vor allem beim Menschen.

Die pathologischen und experimentellen Untersuchungen haben ergeben, daß die Großhirnrinde der Säuger nicht in ihrer ganzen Ausdehnung von gleicher Bedeutung ist.

Vielmehr zerfällt sie in eine Anzahl von Einzelgebiete, die verschiedene Verrichtung haben (Abb. 479). Da ist ein gewaltiges Zentrum, das man als Körperfühlsphäre (*1*) bezeichnen kann, und in diesem sind wieder besondere Abteilungen für das Gesicht, den Rumpf und die Gliedmaßen vorhanden; bestimmte Stellen beherrschen die Augenbewegungen. In der Schläfengegend ist beim Menschen das Schmecken, weiter nach hinten das Hören (*5*), im Hinterhauptlappen das Sehen (*2*) lokalisiert. Die Riechzentren (*3* und *4*) wurden oben schon umgrenzt. Der ganze Körper des Säugers hat gleichsam seine Vertretung in der Großhirnrinde. Das geht sogar soweit, daß die besondere Ausbildung eines Körperabschnittes auch Besonderheiten in der Bildung des entsprechenden Rindengebietes mit sich bringt: das Rindenfeld für die Gesichtsmuskeln ist z. B. beim Elefanten viel größer als bei dem verwandten Nashorn, weil der zu so vielen Verrichtungen gebrauchte Rüssel die Anforderungen an dies Zentrum bedeutend vermehrt. — Zwischen diesen umgrenzten Gebieten liegen aber noch weite Rindenfelder, die zu keinem Organ des Körpers in direkter Beziehung stehen (*6, 7, 8, 9*); Flechsig will in ihnen Assoziationszentren sehen, die für die höheren Geistestätigkeiten, für die psychischen Vorgänge die körperliche Grundlage enthalten, an die also das Denken geknüpft ist. Ob jedoch die psychischen Geschehnisse so auf eng umschriebene Zentren eingeschränkt sind, darf wohl in Zweifel gezogen werden; denn sie sind aus sehr mannigfaltigen Bestandteilen zusammengesetzt, deren körperliche Vertreter wir über die ganze Hirnoberfläche verstreut zu suchen haben. Allerdings scheint wenigstens das Stirnhirn (*6*) eine besondere Rolle nach dieser Richtung zu spielen; Hitzig bezeichnet es als das Organ für das abstrakte Denken. Für solche

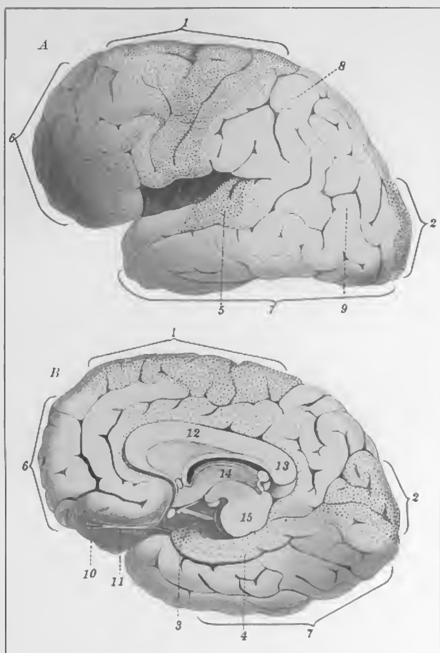


Abb. 479. Lokalisation in der Großhirnrinde des Menschen.

A Großhirn von links, *B* rechte Hälfte des Großhirns von links. *1* Körperfühlsphäre, *2* Sehsphäre, *3* Riechsphäre, *4* Ammonshorn, *5* Hörsphäre, *6* Assoziationszentrum des Stirnlappens, *7* Hinteres großes Assoziationszentrum *8* Scheitellappen, *9* Schläfenlappen, *10* Riechkolben, *11* Riechstreifen (Tractus olfactorius), *12* Balken, *13* Zirbeldrüse, *14* Zwischenhirn (Thalamus opticus), *15* Hirnschenkel. Nach Flechsig

Spezialisierung des Stirnhirns ließe sich anführen, daß es beim Menschen 30—40% des Großhirnmantels ausmacht, während es schon bei den niederen Affen und vollends bei den Raubtieren nur ein schmales, spitz zulaufendes Gebiet einnimmt; die Huftiere freilich besitzen ein sehr windungsreiches Stirnhirn. Jedenfalls sprechen klinische Erfahrungen dafür, daß die Arbeitsteilung zwischen den Gebieten der Großhirnrinde sich bis auf die höchsten psychischen Leistungen erstreckt.

Die Vorgänge, die in der Großhirnrinde durch die von den Sinnesorganen kommenden Erregungen ausgelöst werden, sind beim Menschen von Erscheinungen begleitet, die wir als psychische bezeichnen: den Reizen folgt eine bewußte Empfindung. Alle Bewegungen, deren Zustandekommen mit Willensregungen verknüpft ist, nehmen von der Großhirnrinde ihren Ursprung. Viele Vorgänge nervöser Leitung spielen sich in niedren Zentren ab, ohne daß eine Erregung zur Rinde des Vorderhirns gelangt; aber die rezeptorischen Vorgänge sind dann unbewußt, die effektorischen unwillkürlich. Bewußtsein und Wille sind an die Vorgänge in den Hemisphären geknüpft. Alle Tätigkeiten ferner, die erlernt werden können, und fast alle, die unter Benutzung von Erinnerungsbildern ausgeführt werden, sind durch die Großhirnrinde bedingt.

Das Vorderhirn macht seine Fortschritte in der Ausbildung auf Kosten der hinteren Hirnabschnitte, besonders des Mittelhirns; bei den niederen Wirbeltieren sind daher diese mit verwickelteren Aufgaben betraut, die besonders bei den höheren Säugern dem Großhirn zustehen. Es haben also durch die Wirbeltierreihe die homologen Hirnabschnitte nicht auch durchaus genau dieselben Verrichtungen. Mit der hohen Ausbildung der Großhirnrinde wird zwischen dem rezipierenden Neuron und das nunmehr höchste Zentrum eine Umschaltungsstation weiter eingeschoben und dadurch eine viel mannigfaltigere Kombination der Erregungen, eine weit vielseitigere Verknüpfung der von dem Zentrum angeregten Bewegungen ermöglicht: aufnehmende sowohl wie ausführende Organe des Körpers werden dank dieser vermehrten nervösen Arbeit weit gründlicher ausgenutzt. Die Bewegung, mit der eine durch die Sinnesorgane eingehende Erregung beantwortet wird, kann viel feiner abgestimmt, der Besonderheit des äußeren Reizes viel enger angepaßt werden. Das Wirbeltier ohne Vorderhirnrinde gleicht einer Maschine, die so oder so reagiert, je nachdem dieser oder jener Hebel bewegt wird; das Wirbeltier mit Großhirnrinde erst handelt mit Überlegung unter Würdigung der äußeren Umstände. — Die Kehrseite dieses gewaltigen Fortschrittes aber besteht darin, daß die niederen Zentren bei den Großhirntieren immer unselbständiger und zu selbständiger Reaktion unfähiger werden; wenn das Hirn den Dienst versagt, vermag der Körper nicht mehr zu arbeiten: es ist kennzeichnend für dieses Verhältnis, daß ein geköpfter Hahn noch eine Strecke weit davon laufen kann, ein geköpftes Säugetier nie. Die Herausnahme des Großhirns bringt eine um so stärkere Abweichung vom normalen Gebaren des Wirbeltieres mit sich, je höher dieses steht. Operierte Fische und Frösche zeigen kaum einen Unterschied gegen das Verhalten unverletzter Tiere — erst die Herausnahme des Zwischen- und bei ersteren noch des Mittelhirns bewirken Veränderungen im Benehmen. Von den Reptilien an hört die „spontane" Nahrungsaufnahme, z. T. auch die „spontane" Bewegung auf. Ein Hund ohne Großhirn vermag noch zu gehen; wenn aber beim Menschen ein Bluterguß auf die Großhirnrinde einen Druck ausübt an der Stelle, wo die Rindenfelder für die Gliedmaßen liegen, so wird dadurch eine Lähmung der Gliedmaßen auf der gegenüberliegenden Seite bewirkt, und diese Lähmung tritt ein, obgleich die zu den Gliedmaßen gehörigen niederen Zentren vollkommen in Ordnung sind. So

sind durch höhere Vervollkommnung des nervösen Apparats auch die Gefahren gesteigert, die ein Versagen desselben mit sich bringt.

Auf der Oberfläche der Hemisphären finden sich bei vielen Säugern mehr oder weniger zahlreiche Furchen und Spalten, zwischen denen sogenannte Hirnwindungen stehen bleiben. Im allgemeinen haben kleine Säuger (Abb. 476) mehr glatte Gehirne, große dagegen gefurchte (Abb. 480). Zweifellos dienen die Furchen zur Vermehrung der Oberfläche; ein kleiner Körper aber hat im Verhältnis eine größere Oberfläche als ein größerer, ähnlich gestalteter Körper. Zu einer bestimmten Masse grauer Substanz, aus der die Rinde besteht, gehört nach dem Aufbau des Gehirns eine gewisse Menge markhaltiger Nervenfasern, die das Mark zusammensetzen: bei kleinen Gehirnen genügt nun die Oberfläche der Markmasse für die Ausdehnung der Rinde; bei großen Gehirnen dagegen muß sich die Oberfläche in Falten legen, um auf der zugehörigen Markmasse Platz zu finden. Diese Faltung geschieht im Laufe des Wachstums: dem embryonalen Vorderhirn fehlen die Furchen noch oder sind wenigstens unbedeutend, erst beim Größerwerden tritt das Mißverhältnis von Mark und Rinde ein. — Die Furchen sind nicht ungeordnet, sondern zeigen eine gewisse Regelmäßigkeit: sie lassen sich, zwar nicht in der ganzen Säugerreihe, wohl aber innerhalb der einzelnen Ordnungen auf gewisse Grundzüge zurückführen; nur wenige Hauptfurchen sind überall aufzufinden, wie die Sylvische Furche (Fossa Sylvii) und die dem Ammonshorn entsprechende Hippocampus-Windung (Gyrus hippocampi). Wenn man zuweilen gemeint hat, in der Furchung ein Maß für die Intelligenz eines Säugers zu besitzen, so ist das irrtümlich, allerdings ist sicher, daß intelligente Tiere mit großen Gehirnen, insbesondere der Mensch, auch eine reiche Furchenentwicklung aufweisen; aber es gibt auch wenig intelligente Tiere, wie Schaf und Rind, mit stark gefurchtem Großhirn. Dagegen gibt es unter den geistig so hochstehenden Affen solche mit furchenlosem Gehirn. Die Furchen bieten durch die Regelmäßigkeit ihrer Anordnung bei verwandten Tieren ein gutes Mittel zur Umgrenzung der einander entsprechenden Rindenfelder.

Ebensowenig wie die Furchung bietet auch das Gesamtgewicht, das ja in seiner Verschiedenheit bei gleichgroßen Tieren hauptsächlich durch die wechselnde Größe der Hemisphären bedingt wird, schlechthin ein Maß für die Intelligenz der Säuger. Das geistig begabteste unter allen Tieren, der Mensch, hat weder das absolut größte Gehirn, noch ist sein Gehirngewicht im Verhältnis zum Körpergewicht am größten — sein absolutes Gehirngewicht ist im Mittel 1350 gr und wird von dem der Dickhäuter und Waltiere (z. B. Elefant über 5 kg, Finwal Balaenoptera musculus L. 4,7 kg) weit übertroffen, und während das Gehirn des Menschen 25‰ vom Körpergewicht ausmacht, beträgt es bei dem kleinen Löwenäffchen (Midas rosalia Wied.) 37‰, bei dem Klammeraffen (Ateles ater Cuv.) sogar 66‰. Innerhalb der natürlichen Ordnungen nimmt das verhältnismäßige Gehirngewicht meist ab mit zunehmender Körpergröße, so daß die kleineren Tiere meist (nicht immer) relativ größere Gehirne haben als ihre größeren Verwandten. Es mag das zum Teil damit zusammenhängen, daß bei kleinen Tieren unter sonst gleichen Umständen die mit rezeptorischen Nerven versehene Körperoberfläche verhältnismäßig bedeutender ist als bei größeren, und daß ferner bei größeren Tieren zwar die gesamte Muskelmasse größer ist, nicht aber die Zahl der einzelnen Muskeln und somit auch nicht die Zahl der für sie vorhandenen Zentren und der zwischen diesen verlaufenden Assoziationsbahnen. Wenn man aber gleich große Tiere vergleicht, so kann man im allgemeinen annehmen, daß diejenigen mit kleinerem Gehirn auch geringere

geistige Lebhaftigkeit besitzen. Von einer Anzahl Säugetieren, deren jedes etwa 750 gr Körpergewicht besitzt, wiegt das Gehirn beim Igel 3,4 gr, bei dem räuberisch lebenden Zibethbeutler (Dasyurus viverrinus Geoffr.) 6 gr, bei einem Halbaffen (Perodicticus potto Wagn.) 10,7 gr und bei einer Meerkatze (Cercopithecus talapoin Erxl.) 39 gr; oder bei etwa 3300 gr Körpergewicht haben die Beutelratte (Didelphys marsupialis) 6,5 gr, die Hauskatze 31,4 gr und ein Gibbon (Hylobates lar Ill.) 89 gr Gehirngewicht. Bei einem Leonberger Hund, einem Gorilla und einem Menschen von etwa gleichem Körpergewicht wiegen die Gehirne der Reihe nach 135 gr, 430 gr und 1350 gr; das des Gorilla ist also etwa dreimal so schwer als das des Hundes, das des Menschen wiederum reichlich dreimal so schwer als das des Gorilla. Auch bei verschiedenen Menschenrassen sind die Durchschnittsgewichte des Gehirns verschieden groß: beim Kaukasier etwa 1350, beim Australneger dagegen nur etwa 1185 gr. Bedeutende Menschen müssen nicht notwendig auch sehr große Gehirne haben. Wohl aber konnte man bisweilen nachweisen, daß bestimmte Rindenfelder der Hemisphären eine ausnahmsweise starke Entwicklung zeigten, so bei dem berühmten Redner Gambetta das Sprachzentrum, bei bedeutenden Musikern die Gegend der Schläfenwindungen.



Abb. 480. Gehirn vom Haushund (A) und vom Schimpanse (B), in den Schädel eingezeichnet. Nach Flatau und Jacobsohn.

Die Vergrößerung des Gesamtgehirnes wirkt zurück auf den Raum, der dies Organ birgt: der Hirnschädel erweitert sich, und damit gehen Verschiebungen desselben gegen den Gesichtsschädel Hand in Hand. Bei niederen Wirbeltieren liegt der Gesichtsschädel fast vor dem Hirnschädel und so ist es auch noch bei manchen Säugern, z. B. den Delphinen und vielen Zahnlosen. Mehr und mehr aber verschiebt sich mit dem Wachstum des Gehirns der Hirnschädel, nach vorn, bei Raubtieren, bei Affen (Abb. 480) kann man diese Verschiebung schrittweise verfolgen: der Stirnpol des Hirnschädels nähert sich mehr und mehr dem Pole des Gesichtsschädels, bis er beim Menschen, am auffälligsten beim Kaukasier, senkrecht über ihn zu liegen kommt. Dabei hat bei den Hochtieren, bei

Affen und immer zunehmend gegen die Menschenaffen bis zum Menschen, das Hinterhaupt dem Hirn mehr Raum gegeben und sich beständig stärker gewölbt, so daß bei Ansicht des Schädels von oben die vorderen Halswirbel nicht mehr sichtbar sind. So wirkt die Zunahme des Gehirns auf das gesamte Aussehen des Tieres ein.

Entsprechend ihrer hohen Bedeutung und Lebenswichtigkeit sind die zentralen Abschnitte des Nervensystems bei den Wirbeltieren durch Hartteile vor Verletzungen geschützt. Bei den niedersten Fischen, den Rundmäulern, sind diese Schutzeinrichtungen noch unvollkommen: das Rückenmark ist jederseits von einer Reihe kleiner, durch Lücken getrennter Knorpelstücke begleitet, das Gehirn wird von einer knorpeligen Kapsel nicht völlig umschlossen. Schon bei den Haien ist das Knorpelskelett viel zusammenhängender: die Schutzknorpel des Rückenmarks sind jetzt als Neuralbögen den Wirbelkörpern des Achsenskeletts angegliedert, und ihr Zusammenschluß ist durch Schaltstücke hergestellt, das Gehirn steckt in einer ringsum geschlossenen Knorpelkapsel. Diese Verhältnisse bilden die Grundlage für die Einrichtungen bei den höheren Wirbeltieren. Von den Knochenfischen an tritt Verknöcherung der Wirbel und ihrer Bögen auf. Die Schädelkapsel aber erhält bei den Schmelzschuppern einen besonderen Schutz durch die Deckknochen des Kopfes: diese Deckknochen, die hier einen Teil des Hautpanzers ausmachen, erhalten sich auch am Kopf der höheren Tiere, während die übrige Hautpanzerung geschwunden ist; sie bilden hier die Decke des Knochenschädels. Das Dach der Knorpelkapsel legt sich zunächst auch unter diesen Deckknochen noch an; es wird während der Entwicklung bei Amphibien und Reptilien in ziemlicher Ausdehnung gebildet und bleibt auch teilweise bestehen. Die ventralen Teile der Knorpelkapsel verknöchern zur Basis des Hirnschädels.

Innerhalb dieser Schutzvorrichtung liegen Rückenmark und Gehirn noch eingebettet in bindegewebige Hüllen. Der harten Kapsel liegt eine straffe Bindegewebshaut an, die sogenannte dura Mater, die zugleich als Knorpel- oder Knochenhaut (Perichondrium, Periost) fungiert; das Nervenzentrum selbst ist von einer weichen lockeren Hülle umgeben, der pia Mater, die durch ihren Blutreichtum nachgiebig ist und zugleich den Zentren Blutgefäße zuführt. Zwischen beiden Hüllen besteht ein Spaltraum, der mit Lymphe ausgefüllt ist; bei den Knochenfischen, wo dieser Raum sehr weit ist, wird er von einer großblasigen Füllsubstanz eingenommen. Auf diese Weise werden Rückenmark und Gehirn im Wirbelkanal und in der Schädelkapsel festgelegt und in ihrer Lage erhalten, so daß sie auch bei Drehungen und Verschiebungen der Wirbel gegeneinander und des Schädels gegen die Wirbelsäule keinen Schaden nehmen und durch die Polsterung auf elastischen Hüllen vor Erschütterungen bewahrt sind.

Schluß

Das Ganze und seine Teile

1. Die Arbeitsteilung im Tierkörper.

Wir mußten naturgemäß in den bisherigen Abschnitten die einzelnen Organe und ihre Verrichtungen für sich betrachten, um ihre Besonderheiten kennen zu lernen. Darüber darf aber nicht vergessen werden, daß die Organe nur in ihrer Vereinigung lebensfähig sind, daß sie für sich allein nicht wirken können. Der Organismus ist mehr als bloß eine Summe von Organen; denn erst dadurch, daß die Tätigkeiten dieser Organe ineinandergreifen, sich ergänzen und unterstützen, kommt als Gesamtleistung jene besondere Art zu leben zustande, die dem betreffenden Tiere eigentümlich ist. Das zeigt sich am deutlichsten bei dem Vergleiche vielzelliger Tiere mit Protozoënkolonien. Bei diesen letzteren ist in der Tat das Ganze kaum mehr als die Summe der Teile: jede Zelle lebt wie die andere und ist auf die andere für ihren Fortbestand nicht angewiesen; nur etwa die gemeinsamen Bewegungsleistungen sind geeignet, die Kolonie energischer von der Stelle zu bringen als eine einzelne Zelle sich bewegen könnte. Bei einem vielzelligen Tier aber mit ausgeprägter Arbeitsteilung kann sich der Muskel nur zusammenziehen, wenn der Nerv die Anregung dazu gibt, wenn der Darm für ihn Nahrung, die Lunge für ihn Sauerstoff aufnimmt, wenn die Niere seine Stoffwechselprodukte ausscheidet und wenn das Blut ihm jene Nährstoffe zuführt und die Schlacken fortschafft. Ja selbst so ein einfaches Tier wie unser Süßwasserpolyp Hydra, bei dem sehr kleine Teile noch lebens- und wachstumsfähig bleiben, bedarf notwendig der Zusammenwirkung der beiden Organe, die er besitzt, des Ektoderms und Entoderms, um leben zu können; wenn ein Teilstück nur aus Entoderm oder nur aus Ektoderm besteht, so geht es mit Sicherheit zugrunde. Wir sehen zwar zuweilen Einzelorgane überleben: der Hektocotylusarm mancher Tintenfische (S. 467) führt Leistungen aus von einem Umfang, daß man ihn für ein vollständiges Tier halten konnte; das Herz des Frosches bleibt noch Tage lang erregbar und zieht sich auf Reize zusammen, nachdem es aus dem Körper genommen ist. Aber mehr oder weniger schnell gehen diese Teile doch zugrunde. Gerade dadurch jedoch, daß die verschiedenartigen Organe zusammenarbeiten, werden Leistungen erzielt, wie sie nicht erreichbar sind, wenn vielseitigere, in sich selbständige Zellen sich zu gemeinsamer Arbeit vereinigen.

Der Arbeitsteilung zwischen den Zellen des Metazoënkörpers, die zur Bildung von Geweben und durch deren Zusammenordnung zum Aufbau von Organen führt, haben wir schon früher gedacht (S. 37 f.), müssen ihr aber noch einige weitere Betrachtungen widmen. Die Verteilung der Körperfunktionen auf einzelne Organe kann verschieden weit gehen, je nachdem die Zellen des Körpers sich eine gewisse Vielseitigkeit bewahren oder ganz in den Dienst einer einzigen Spezialfunktion treten. Ein einfachster Coelenterat besitzt nur zwei Organe, die äußere Haut und den Darm; ja bei manchen, wie bei Protohydra, zeigt der Körper nicht einmal eine Differenzierung derart, daß um den Mund herum besondere bewegliche Fangarme gebildet sind; es ist dann nichts als ein von der Haut überzogener Magen vorhanden. Die einzelnen Zellen haben hier noch

eine Vielseitigkeit der Leistungen bewahrt, wie wir sie sonst nur bei den Protozoën finden: die Darmzelle nimmt die Nahrung auf, sezerniert Verdauungssäfte, resorbiert die gelösten Stoffe, speichert den Überschuß und entleert die unbrauchbaren Reste und die Exkrete nach außen; die Zelle der äußeren Haut dient nicht nur dem Schutze und der Atmung, sie vermittelt meist auch die Bewegung durch ihren Muskelanhang. Ein Beispiel vielseitigster Betätigung sind auch die Nesselzellen: sie enthalten in ihrem Innern eine sekretgefüllte Blase, die Nesselkapsel, besitzen einen Rezeptionsapparat, das sogenannte Cnidocil, dessen Reizung die Entladung der Kapsel auslöst, und sind gleichzeitig mit kontraktilen Fibrillen ausgerüstet, die der Kapsel anliegen und durch ihre Zusammenziehung die Entladung und Entleerung derselben bewirken. Die beiden Primitivorgane eines solchen Coelenteraten erstrecken sich soweit, wie der Körper reicht; in jedem Körperabschnitt sind beide nebeneinander enthalten. — Wie anders bei einem Wirbeltier: da sind für alle jene verschiedenen Verrichtungen Zellen mit streng einheitlicher Funktion vorhanden. Die beiden Keimblätter, das Ektoderm und Entoderm, sind durch Zwischenlagerung eines dritten getrennt; sie sind nicht einheitlich geblieben, jedes liefert eine Vielheit von Organen, deren Zellen zu ganz verschiedener Verrichtung in verschiedenster Weise umgewandelt sind. Die Einzelorgane sind streng lokalisiert, so daß sie oft nur einen kleinen Teil des Körpers einnehmen; ja es gibt keinen Abschnitt des Körpers, in dem von allen Organen gleichzeitig etwas vorhanden wäre.

So wird also die Gesamtarbeit des vielzelligen Körpers dort von wenigen, hier von zahlreichen Organen geleistet, und zwischen zwei solchen Extremen, wie sie als Beispiele gewählt wurden, gibt es zahlreiche vermittelnde Übergänge. Im allgemeinen sind die Leistungen eines tierischen Organismus, die Lebhaftigkeit seines Stoffwechsels, die Schnelligkeit und Koordination seiner Bewegungen, die Anpassung an die wechselnden Verhältnisse der Umwelt, um so höher entwickelt, je weiter die Arbeitsteilung zwischen den Organen seines Körpers geht, je mehr jede besondere Funktion, ja selbst Teilfunktion von hierfür spezialisierten Zellen ausgeführt wird. Aber es ist nicht schlechthin die Zahl der verschiedenerlei Organe und Organsysteme der Maßstab für die Leistungsfähigkeit und Lebenskraft einer Tierform; die größere Kompliziertheit der Körpermaschine verbürgt nicht schlechthin ein besseres Arbeiten derselben. Die Stachelhäuter z. B. sind ihrem Bau nach sehr weit differenziert, sie besitzen eine Arbeitsteilung, die weiter geht als bei vielen Weichtieren, ja selbst manchen Wirbeltieren, und die Vielfältigkeit von Einzelorganen an ihrem Körper steht wohl ohne gleichen in der Tierreihe. Trotzdem ist ihr Lebensgebiet viel beschränkter, ihre Anpassung an verschiedenerlei Lebensbedingungen viel weniger mannigfaltig als bei Weichtieren oder Gliederfüßlern. Hier leistet eben die einfachere Maschine dank dem glatteren Zusammenarbeiten der Teile mehr als dort die kompliziertere.

Die Verteilung der Arbeit auf verschiedenartige Zellen kann man als extensive Arbeitsteilung bezeichnen. Ihr läßt sich als intensive Arbeitsteilung die Verteilung derselben Leistung zwischen gleichartigen Zellen gegenüberstellen; auch sie geht verschieden weit. Die Vermehrung und dabei Verkleinerung der Zellen bringt gewisse Vorteile mit sich: solche sind schon dadurch gegeben, daß die kleinere Zelle sowohl am Zellkörper wie am Kern eine verhältnismäßig größere Oberfläche zur Aufnahme und Abgabe von Stoffen besitzt und daher zahlreichere kleinere Zellen intensiver arbeiten können als eine oder wenige größere, die eine gleichgroße Stoffmenge darstellen. Auch sind bei einer Schädigung einzelner Zellen leichter noch andre unverletzte übrig, wenn die Zahl der Einzel-

zellen größer ist. Innerhalb der gleichen Tierkreise finden wir daher häufig ein Fortschreiten zu immer intensiverer Arbeitsteilung: unter den Fischen z. B. ist die Zellengröße bei Selachiern und Ganoiden viel bedeutender als bei den Knochenfischen; von den niederen Amphibien, den Perennibrachiaten, über die Froschlurche und Reptilien nimmt die Zellgröße ständig ab bis zu den Vögeln und Säugern. Solche spezialisierte Formen wie Stachelhäuter oder Armfüßler (Brachiopoden) sind sehr kleinzellig, während die einfachsten Coelenteraten und die Uranneliden verhältnismäßig große Zellen in geringerer Zahl besitzen.

Mit der Arbeitsteilung, die in der Übernahme der einzelnen Verrichtungen auf verschiedene Zellen besteht, kann aber noch eine andre Verteilung der Leistungen Hand in Hand gehen. Es können die Zellen eines Körpers eine zeitliche, eine sukzessive Arbeitsteilung eingehen: diese besteht darin, daß nicht alle Zellen, die durch Teilung aus der befruchteten Eizelle hervorgegangen sind, gleichzeitig für den Körper tätig sind. Eine Anzahl von ihnen bleibt zunächst als Reservezellen in Ruhezustand, um dann, wenn andre durch ihre Tätigkeit abgenutzt sind und hinfällig werden, an deren Stelle zu treten und so den Fortbestand des Ganzen zu sichern. Es mögen etwa 200 Billionen Zellen sein, die zu einer gegebenen Zeit den ausgewachsenen Menschenkörper zusammensetzen. Aber das ist durchaus nicht etwa die Gesamtzahl der Zellen, die aus dem Ei hervorgehen. Sie sind auch nicht gleich alt, wenn man die Zahl der Zellteilungen, durch die sie aus der Eizelle entstanden sind, als Maß ihres Alters annimmt; sondern während die einen schon an der Grenze ihrer Teilungsfähigkeit angekommen sind und bald zugrunde gehen, sind andre noch jugendfrisch und können sich reichlich durch Teilungen vermehren. Die Lebensdauer eines roten Blutkörperchens beim Menschen wird auf 4 bis 5 Wochen geschätzt; es muß also im Jahre die Gesamtzahl der roten Blutkörperchen, 22½ Billionen, etwa zehnmal erneuert werden, während der Dauer eines Menschenlebens also 600—800 mal; ebenso geht eine beständige Erneuerung vor sich an den vorhandenen Oberhautzellen, den Zellen, die Haare und Nägel bilden, den Zellen der Talgdrüsen und den Schleimzellen des Darmepithels, die bei ihrer Funktion zugrunde gehen. Es wird kaum zu hoch geschätzt sein, wenn man die gesamte Masse der Zellen, die in einem Menschenkörper bei 60—70jährigem Leben gebildet werden, auf 16000 Billionen annimmt. Es müssen also bei diesem fortwährenden Zellensterben stets noch unverbrauchte Reservezellen da sein, deren Nachkommen in die Lücken treten, die der Zellentod gerissen hat. Solche Reservezellen finden sich z. B. in der Epidermis des Regenwurms in der Tiefe zwischen den funktionierenden Zellen. Solche Zellen sind es auch, von denen bei der Metamorphose der Insekten während des Puppenstadiums der Ersatz vieler Körpergewebe ausgeht: der Epidermis, des Darmepithels, der Muskulatur; sie bilden Nester und wuchern zu sogenannten Imaginalscheiben, die sich an Stelle der zugrundegehenden Larvengewebe ausbreiten. Dadurch wird die Lebensfähigkeit des Körpers zeitlich verlängert und auf der Höhe gehalten: auch diese Arbeitsteilung dient dazu, ein Lebewesen auf die Dauer konkurrenzfähiger, lebenskräftiger zu erhalten. Es ist sehr wohl denkbar, daß die so unklare Frage der verschiedenen Lebensalter bei den Tieren, für die so vergeblich nach Lösung gesucht wird (S. 589), sich einmal unter dem Gesichtspunkt verschiedenartiger Zellökonomie aufklären läßt. Wo beizeiten Reservezellen zurückgestellt werden, da ist später der Ersatz abgenutzter Gewebe möglich; wo jedoch alle Blastomeren sofort an der Körperarbeit teilnehmen, da geht mit deren Abnutzung der Körper zugrunde. Jedenfalls ist es höchst wahrscheinlich, daß solche sukzessive Arbeitsteilung nicht bei allen

Tiergruppen in gleicher Weise vorkommt: sie scheint zu fehlen bei den Fadenwürmern und den Rädertieren und anderen Formen, bei denen jedes Organ aus einer beschränkten, geringen Zahl von Zellen zusammengesetzt ist, die schon bei der Larve ebenso groß ist wie beim erwachsenen Tier (S. 586).

Die Arbeitsteilung hat ihre Vorteile wie ihre Nachteile. Durch die Verteilung der Leistungen auf verschiedene Zellformen und auf verschiedene Organe wird einmal die Energie der Lebensäußerungen, dann aber auch die Abstufung der Leistungen in Anpassung an die jeweiligen Bedürfnisse gesteigert. Da die Zellen bei weitgehender Arbeitsteilung für die Gesamtheit nur eine und immer die gleiche Funktion auszuführen haben, werden sie nicht durch Nebenfunktionen darin beeinträchtigt und können ihrem ganzen Bau nach an diese Verrichtung angepaßt sein. Dann aber kann die Gesamtleistung in unendlicher Mannigfaltigkeit variiert werden, wenn die einzelnen Organe oder Organteile bald mehr, bald weniger von ihrer eigenartigen Leistung dazu beitragen: z. B. die Zusammensetzung des Speichels kann bald schleimiger und klebriger, bald flüssiger und fermentreicher sein, je nachdem die einen oder anderen Zellen der gemischten Speicheldrüsen oder je nachdem die mukösen oder die serösen Drüsen sich stärker an der Absonderung beteiligen (S. 349). Die Anpassung an verschiedene Lebensbedingungen wird durch weitgehende Arbeitsteilung erleichtert; denn häufig genügt eine kleine Abänderung in einer einzigen Funktion, also bei entsprechender Arbeitsteilung eine Umwandlung an verhältnismäßig wenigen Körperzellen, um abgeänderten Verhältnissen gerecht zu werden. Wenn beispielsweise die Zellen der Körperepidermis außer ihrer Schutzfunktion zugleich noch Atmung und Exkretion besorgen müssen, da wird es nie möglich sein, daß das Tier seine feuchte Umgebung verläßt und in der trocknen Luft lebt; denn diese Zellen können sich nicht gegen Verdunstung und Vertrocknen schützen, ohne zugleich ihre Atmungs- und Exkretionstätigkeit zu schädigen. Wo jedoch besondere Atmungs- und Exkretionsorgane vorhanden sind, da können jene Zellen der Körperoberfläche Veränderungen erfahren, die sie vor dem Eintrocknen schützen, wie Bildung einer dicken Kutikula bei den Gliederfüßlern oder Verhornung der äußeren Lagen einer geschichteten Epidermis bei Wirbeltieren, und durch solche verhältnismäßig geringen Änderungen sind diesen Tieren weite neue Lebensgebiete erschlossen. Oder wo die Zellen des Darmepithels die Nahrung zu intracellulärer Verdauung nach Protozoënweise in sich aufnehmen, kommen als Futter nur Objekte in Betracht, die in den Darmraum aufgenommen werden können. Wo dagegen unter Sonderung von resorbierenden und sezernierenden Zellen ein Verdauungssaft ins Darmrohr abgesondert wird, da kann auch, unter Erguß dieses verdauenden Saftes in den Leib der Beute, diese vor dem Munde verdaut und so in den Darm eingeführt werden, selbst wenn sie weit größer ist als die Mundöffnung und daher nicht verschluckt werden kann: so frißt der Seestern Asterias die Muscheln aus, so bewältigt die Schwimmkäferlarve Kaulquappen oder die Vogelspinne Eidechsen.

Die Arbeitsteilung zwischen den Zellen der Metazoën ist es auch, was das Größenwachstum solcher Tiere ermöglicht. Selbst die größten Protozoënkolonien wie das Kugeltierchen Volvox (Abb. 13.) oder die Bäumchen der Glockentierchen Carchesium (Abb. 12.) sind verschwindend klein gegenüber den meisten vielzelligen Tieren. Denn bei solchen Kolonien gleichberechtigter und gleichleistender Zellen müssen alle Individuen bis an die Oberfläche reichen und mit dem umgebenden Wasser in Berührung kommen, um ihre Lebensbedingungen zu finden. Die so entstehenden Zellflächen aber verlieren an Festigkeit und Beweglichkeit, je mehr sie sich vergrößern. Der Beginn der Arbeits-

teilung aber besteht bei den Metazoën darin, daß unter Einstülpung der ernährenden Zellen der Körper kompakter gemacht wird, und der nächste Schritt vorwärts ist die Bildung von Stützsubstanzen; diese bekommen eine um so größere Mannigfaltigkeit, je mehr sie durch hierfür spezialisierte Zellen aufgebaut werden. Die Bildung des mittleren Keimblattes bedeutet gerade auch nach dieser Hinsicht, sowie für die Erhöhung der Raumausnützung im Körper, einen weiteren Fortschritt.

So groß und zahlreich nun die Vorteile der Arbeitsteilung sind, so steht ihnen doch ein schwerwiegender Nachteil gegenüber. Indem eine für das Gesamtleben notwendige Verrichtung des Körpers an ein einziges Organ von beschränkter Größe und Ausdehnung gebunden ist, beruht somit die Wohlfahrt des Körpers darauf, daß dieses Organ richtig arbeitet. Jede Störung, die ein einzelnes Organ betrifft, erstreckt sich auf den ganzen Körper: wenn der Magen, der Darm, die Leber, die Niere, die Lunge, das Herz oder das Gehirn versagen, so ist damit also der Bestand aller übrigen Organe gefährdet, auch wenn sie vollkommen gesund sind und ihre Verrichtungen normal ausüben. Die völlige Ausschaltung eines Mitarbeiters aus der zusammenhängenden Kette gemeinsamer Arbeit gefährdet die ganze Existenz. Die Gefahr, daß ein Einzelorgan ausgeschaltet werden kann, steigert sich um so mehr, je weiter die Arbeitsteilung geht, je mehr die Beschränkung der Funktionen auf engumgrenzte Stellen des Körpers fortschreitet. Eine Hydra, bei der die zwei primitiven Organe, Haut und Darmepithel, sich in alle Abschnitte des Körpers erstrecken, kann man in viele Stücke zerschneiden, und jedes enthält mit jenen Organen alle Grundbedingungen für das Weiterleben. Ein Strudelwurm, bei dem der Darm, die Exkretionsorgane und das zentrale Nervensystem sich durch den ganzen Körper ausdehnen, kann halbiert und geviertelt werden, und jeder Teil lebt weiter, und ebenso ist es mit dem Regenwurm und seinen Verwandten, bei denen sich die wichtigsten Organe in jedem Körperringel wiederholen. Anders bei einem Insekt, einer Schnecke, einem Wirbeltiere. Der Verlust des Kopfes mit dem Gehirnganglion, die Abtrennung des Hinterleibs oder Eingeweidesacks, kurz, jede Entfernung eines größeren Körperabschnittes muß lebenswichtige Organe wegnehmen und damit das einheitliche Zusammenwirken zerstören, d. h. das Tier töten. Das Ganze ist durch die fortschreitende Arbeitsteilung mehr und mehr zum Sklaven seiner Teile geworden. Deshalb ist solche weitgehende Arbeitsteilung auch stets von allerhand Schutzvorrichtungen begleitet: durch Panzer, Stacheln und Gehäuse sind die Organe geschützt und vervollkommnete Sinnesorgane wachen über der Sicherheit des Körpers.

Und weiter werden mit der vervollkommneten Ausnutzung der Zellenarbeit durch Arbeitsteilung und der damit erreichten Steigerung in der Intensität der Lebensäußerungen auch die Ansprüche gesteigert, die die Teile an die Versorgung mit Nahrung und Sauerstoff und an die Gleichmäßigkeit der äußeren Bedingungen machen. Für Tiere, deren Lebensenergie so erhöht ist, sind die Stellen der Umwelt, wo nur eine wenig nahrhafte Kost in beschränkter Menge zu Gebote steht, nicht bewohnbar. Und da der rege Betrieb ihres Organismus eine Beschränkung des Lebens auf ein Minimum meist nicht gestattet, sind solche Plätze im Naturhaushalt für sie verschlossen, wo eine zeitweilige Einstellung der Lebensäußerungen notwendig wird. Wassertiere von höherer Organisation können in keinem Zustande ihres Lebens ohne Schaden eintrocknen, wenn die bewohnte Pfütze verschwindet; die Kaulquappe geht zugrunde, während ein Rädertier oder ein Cyclops unter Einstellung seines Betriebes die Wiederkehr günstiger Bedingungen abwartet. Sie können nicht das Einfrieren zu einem leblosen Klumpen überdauern,

wenn die Temperatur zu tief sinkt: in ablaßbaren Fischteichen kann man daher die schädlichen Insekten und ihre Brut, wie Wasserwanzen und Schwimmkäfer, durch Ausfrierenlassen des Bodens vernichten, ohne daß dadurch die kleinen Krebschen geschädigt werden, die als Fischnahrung willkommen sind. Das Lebensgebiet ist gerade durch die Höhe der Leistungen ein beschränktes geworden.

2. Die Bindung der Teile zum Ganzen.

Wenn bei den vielzelligen Tieren die zur Erhaltung des Lebens notwendigen Verrichtungen auf verschiedene Organe verteilt sind, so ist es auch notwendig, um den regelrechten Ablauf der Lebenserscheinungen am Ganzen zu sichern, daß die Organe einheitlich zum gemeinsamen Ziele zusammenwirken, daß sie sich in ihrer Arbeit unterstützen und ergänzen. Nur so kann das Ganze ein Individuum vorstellen, d. h. trotz seiner Zusammensetzung aus Teilen ein Unteilbares sein. Diese Harmonie der Teile wird erreicht durch die enge Verknüpfung, die sie bindet, und zwar in doppelter Beziehung: eine stoffliche Bindung und eine dynamische Bindung. Jene beruht auf dem Chemismus des Ganzen und den chemischen Beeinflussungen der Teile untereinander; ihr Vermittler ist die Körperflüssigkeit, also bei den Wirbeltieren das Blut. Träger der dynamischen Bindung dagegen ist das Nervensystem, dem es obliegt, durch Erregung und Hemmung der Arbeit bei den Teilen die Gesamtleistung zu beherrschen und abzustufen.

Die stoffliche Bindung ist schon durch die gemeinsame Abstammung aller Körperzellen von der Eizelle gegeben, aus der sich der Körper entwickelt hat. Die Zellen sind Geschwister und haben von der Mutterzelle den gleichen Chemismus geerbt, der zwar in den einzelnen Organen je nach ihrer Funktion modifiziert wird, aber doch immer nur durch Umwandlung einer und derselben Grundlage. So kommt es, daß jedes Individuum seine stoffliche Eigenart besitzt, die wir dort, wo unser Unterscheidungsvermögen am höchsten ausgebildet ist, nämlich in bezug auf den Menschen, auch unmittelbar wahrnehmen können; Leute mit scharfem Geruchsvermögen können verschiedene Menschen am Geruch unterscheiden, und die uns in der Riechschärfe weit überlegenen Hunde vermögen das ja mit großer Sicherheit. Der Chemismus des Körpers ist auch maßgebend für die Beschaffenheit der Körperflüssigkeit, des inneren Mediums, in dem alle Zellen leben, dessen chemischen Einflüssen sie alle angepaßt sind. Zwar ist die stoffliche Zusammensetzung dem Individuum mit anderen Tieren der gleichen Art im ganzen gemeinsam (S. 53f.); aber daß es darin individuelle Verschiedenheiten gibt, dafür kennen wir auch für niedere Tiere bestimmte Anhaltspunkte. So macht die Transplantation, die Verpflanzung von Körperteilen von einer Stelle nach einer anderen beim gleichen Individuum keine besonderen Schwierigkeiten; schwieriger ist sie schon bei Teilstücken verschiedener Individuen der gleichen Art, während ein Austausch von Teilstücken unter Angehörigen verschiedener Arten sehr schwierig, ja, auf die Dauer vielleicht ganz unmöglich ist. Diese Sätze gelten ebenso für Hydra und die Regenwürmer, wie für den Menschen.

In dem gemeinsamen inneren Medium aber, der Körperflüssigkeit, führt jedes Organ sein eigenes Leben auch bezüglich des Chemismus, es hat seine besonderen Bedürfnisse, seine besondere Umsetzung, seine eigenartigen Stoffwechselprodukte. Diese aber treten in den Gesamtorganismus über und müssen auf die übrigen Organe einen um so größeren und schnelleren Einfluß ausüben, je mehr sie durch ein lebhaft kreisendes Blut binnen

kurzem durch den ganzen Körper verbreitet werden; ja, diese Beeinflussung hat, wie man jetzt weiß, eine besondere Wichtigkeit für das regelmäßige Ineinandergreifen mancher Organfunktionen. Unsere Kenntnis der „inneren Sekretion" beschränkt sich leider noch ganz auf die sehr komplizierten Verhältnisse bei den Wirbeltieren, besonders bei den Säugern, und steht auch hier noch in den Anfängen. Aber das, was davon bekannt ist, zeigt ein Bild wunderbarster Zusammenhänge und engster Verknüpfung der Leistungen, so kompliziert, daß zunächst eine völlige Klarheit in gar manchen Teilen noch vermißt wird. Ein einfachster Fall chemischer Wechselbeziehungen zwischen verschiedenen Teilen ist z. B. der, daß in der Leber das Glykogen gebildet und durch das Blut dem Muskel zugeführt und von ihm verbraucht wird. Die meisten Zusammenhänge aber gestalten sich weit komplizierter, wie folgendes Beispiel zeigt. Durch vermehrte Tätigkeit der Muskeln wird ihr Sauerstoffbedürfnis gesteigert und zugleich die Kohlensäurespannung im Blute erhöht; es kann dann bei der bisherigen Intensität der Atmung nicht alle Kohlensäure aus dem Blutplasma entfernt werden; die zurückbleibende Kohlensäure aber wirkt als Reiz auf das nervöse Atemzentrum im verlängerten Mark, die Atemzüge werden infolgedessen tiefer und schneller und es wird dem gesteigerten Bedürfnis entsprechend mehr Sauerstoff aufgenommen und zugleich mehr Kohlensäure ausgeschieden. Die Kohlensäure ist also gleichsam der Bote, der die Bedürfnisse der Muskeln dem Atemzentrum mitteilt, diese beiden Organe also in Beziehung setzt. Solche chemischen Stoffe, die nicht als Nahrungsstoffe, sondern als Reizstoffe in der Körperflüssigkeit enthalten sind und eine abhängige Verkettung zwischen verschiedenen Organen herstellen, werden als Hormone bezeichnet.

Die Beziehungen der Körperteile durch Hormone oder die chemischen Korrelationen der Organe sind im Körper der Wirbeltiere sehr zahlreich. So produzieren die Geschlechtsorgane, die Hoden und Eierstöcke mit ihren Nebenorganen, beständig Stoffe, die für das Eintreten der Erscheinungen des Geschlechtslebens sehr wichtig sind. So vergrößern sich bei normalen Froschmännchen schon im Herbst die Daumenschwielen und die Muskulatur ihrer Vorderarme nimmt zu; diese Umänderungen entstehen unter dem Einfluß der Hoden und treten nicht ein, wenn die Hoden entfernt werden. Bringt man aber kastrierten Froschmännchen, bei denen jene Vorbereitungen zur Brunst fehlen, Hodenstücke von frisch eingefangenen Männchen in den Rückenlymphsack, so wirken diese Stücke, obgleich sie in keinerlei Verband mit den Nerven und dem Blutgefäßsystem dieses Tieres stehen, doch auf die Brunstorgane genau so ein, als ob der Frosch noch im ungestörten Besitz seiner Hoden wäre: „die Daumenschwielen, die Samenblasen und die Vorderarmmuskeln vergrößern sich und werden wieder verkleinert, wenn die Hodenstücke im Lymphsack völlig resorbiert sind". Es können nur chemische Stoffe sein, die den geschilderten Zusammenhang vermitteln. Die Erscheinungen der „Brunst" treten auch nicht mehr auf, wenn bei einem erwachsenem Säugerweibchen die Eierstöcke entfernt werden; wird aber der ausgeschnittene Eierstock an eine andere Stelle transplantiert, somit also aus seinen nervösen Verbindungen gelöst, aber doch in den Blutkreislauf eingeschaltet, so treten alle Zeichen der Brunst wie beim normalen Weibchen auf. — Normaler Weise wachsen bei Säugern die Milchdrüsen zur Zeit der Schwangerschaft und sondern nach der Entbindung Milch ab. Aber auch eine Milchdrüse, die bei einem Meerschweinchen von ihrer Stelle losgelöst und in das Ohr unter die Haut eingepflanzt wurde, zeigte das gleiche Wachstum und gab nach dem Wurf Milch; da die Nervenverbindung durch die Transplantation gelöst war, können es hier nur im Blut kreisende Stoffe, Hormone sein, die zum Wachs-

tum anreizen. Die Hormone stammen in diesem Falle wahrscheinlich nicht aus dem Muttertier selbst, sondern aus den Embryonen; denn bei jungfräulichen Kaninchen kann man durch fortgesetzte Einspritzung von Extrakten aus Kaninchenembryonen ein nicht unbeträchtliches Wachstum der Milchdrüsen erzielen, die sonst bei ihnen nur sehr unbedeutend sind; Extrakten aus der Gebärmutter oder dem Mutterkuchen fehlt jedoch die gleiche Wirkung. — Ein weiteres Beispiel solcher chemischer Korrelation bietet uns die Art, wie die Bauchspeicheldrüse, das Pankreas, zur Absonderung ihres für die Darmverdauung notwendigen Sekretes gereizt wird, sobald aus dem Magen Speisebrei in den Darm gelangt. Der aus dem Magen kommende Speisebrei enthält reichlich Säure; diese bewirkt in den Epithelzellen des Dünndarms die Bildung einer neuen Substanz, des Sekretins, das mit dem Blut zum Pankreas gelangt und dessen Absonderungstätigkeit auslöst. Einspritzung von Säure in die zum Pankreas führenden Blutbahnen bleibt ohne Wirkung, wohl aber regt ein saurer Dünndarmextrakt, in jene Gefäße gebracht, die Tätigkeit des Pankreas an, auch wenn kein Speisebrei im Darm enthalten ist.

In diesen Fällen sind es nur vereinzelte Organe, die wir durch chemische Korrelation verkettet sehen. Es gibt aber auch Hormone, die den ganzen Körper mit seinen Stoffwechsel- und Wachstumserscheinungen beeinflussen. Die vollständige Entfernung der Schilddrüsen, die bei allen Wirbeltieren als paariges Organ zu Seiten der Luftröhre liegen, hat bei jugendlichen Menschen und bei Wirbeltieren allgemein schwere Wachstumsschädigungen zur Folge, dazu geistige Stumpfheit, Plumpheit der Bewegungen, sehr oft auch Störungen der Wärmeregulation; auch erwachsene Tiere werden dadurch in ihrer Gesundheit schwer geschädigt. Bleibt jedoch bei der Operation ein Rest der Schilddrüse stehen, oder wird ein Stück derselben an andrer Stelle in den Körper eingepflanzt, so treten diese Krankheitserscheinungen nicht ein; auch Verfütterung von Schilddrüsensubstanz mildert die Schädigungen der Schilddrüsenexstirpation. Daraus geht hervor, daß im Blut kreisende chemische Stoffe, die von der normalen Schilddrüse ausgehen, für den Körper notwendig sind und daß deren Fehlen zu den geschilderten Störungen führt. Genau bekannt sind solche Stoffe aus den Nebennieren, kleinen Organen in der Nachbarschaft der Nieren. Diese produzieren einen verhältnismäßig einfach zusammengesetzten Stoff, das Adrenalin, das sich in dem aus den Nebennieren kommenden Blut nachweisen läßt. Einspritzung von Adrenalin in den Blutkreislauf wirkt auf jedes Organ im Körper, das durch das sympathische Nervensystem beeinflußt wird, und zwar ebenso, als ob der betreffende sympathische Nerv elektrisch gereizt würde: es treten Pupillenerweiterung, Beschleunigung des Herzschlags, Steigerung des Blutdrucks in den Gefäßen, Erschlaffung der Muskeln des Dünn- und Dickdarms und dergleichen Erscheinungen auf. Entfernung der Nebennieren dagegen bewirkt Herzschwäche und Abfall des Blutdrucks; spritzt man einem solchen Tiere ohne Nebenniere Blut aus der Nebennierenvene eines andren Individuums ein, so werden die krankhaften Störungen eine Zeitlang gemildert. Es scheint also, daß durch beständige Abgabe geringer Sekretmengen die Nebenniere eine regulierende Wirkung im Körper übt, z. B. einen mittleren Tonus der Gefäße unterhält.

Wirkungen, die man ebenfalls auf Rechnung von Hormonen setzen muß, sind für den Hirnanhang (Hypophyse), die Thymus und die Bauchspeicheldrüse nachgewiesen. Es ist aber wahrscheinlich, daß die besprochenen Organe nicht allein stehen in der Eigentümlichkeit, durch chemische Produkte ihrer Tätigkeit andre Teile des Organismus zu

beeinflussen. Wie sich alle Organe am Stoffwechsel beteiligen, und zwar jedes in eigentümlicher Weise, so geben wahrscheinlich auch alle Organe bestimmte, eigenartige Stoffe an die Körperflüssigkeit ab, die für die übrigen Organe des Körpers eine notwendige Bedingung für ihr normales Arbeiten bilden, für das eine in dieser, für das andre in andrer Weise. Alle diese Stoffe gehören eben zu dem Milieu, in dem die Körperorgane leben, an das sie angepaßt sind. Und wie das Aussüßen des stark salzigen Wassers von Salzseen auf das darin lebende Krebschen Artemia salina L. bestimmte Einwirkungen übt, die sich in Veränderungen der Körpergestalt bei der Entwicklung zeigen (vgl. 2. Band), so werden auch durch jede Veränderung des inneren Mediums für die darin lebenden Organe neue Reize entstehen oder vorhandene Reize wegfallen, und das wird auf ihre Lebensäußerungen von Einfluß sein.

Eine unbegründete Vermutung aber ist es, wenn man die Tatsachen der chemischen Korrelation oder inneren Sekretion dazu benutzen will, um den Weg zu zeigen für die Vererbung somatogener Eigenschaften (S. 549f.), die der Lamarckismus wünscht und die ja in der Tat eine treffliche und leichte Erklärung für zahlreiche Anpassungen der tierischen Körper bieten würde. Die Vererbung somatogener Eigenschaften sollte selbst erst erwiesen werden, ehe man für sie nach Erklärungen sucht. Sicher ist ja anzunehmen, daß auch die Keimzellen durch das innere Medium des Körpers, in dem sie leben und wachsen, beeinflußt werden. Es ist aber nicht zu verstehen, warum die reichere Absonderung chemischer Stoffe aus einem stärker arbeitenden Muskel nun auf die Anlagen im Keimplasma so einwirken sollte, daß bei ihrer späteren Entfaltung gerade wieder derselbe Muskel stärker ausgebildet würde. Wenn es schon überhaupt höchst zweifelhaft ist, ob diese Stoffe im Keimplasma gerade auf die Anlagen der Muskeln wirken, wie sollte es dann geschehen, daß sie Verstärkung dieser Muskeln bewirken, und woher sollten vollends die lokalen Eigentümlichkeiten kommen, die zur Beeinflussung der entsprechenden Muskelanlagen führen? Allgemein gesprochen haben wir keinen Anhalt dafür, weshalb eine Veränderung in der Menge und Beschaffenheit der inneren chemischen Absonderungen eines Organs bei veränderter Funktionsweise nun auch eine gleichartige, homotype Veränderung in den entsprechenden Anlagekomplexen des Keimplasmas hervorrufen sollte. Nach wie vor bleibt es dabei, daß für den, der die Vererbung somatogener Eigenschaften vertritt, lediglich der Wunsch des Gedankens Vater ist.

Weit länger als die stoffliche Bindung ist die dynamische Bindung der Teile zum Ganzen, der Organe zum Organismus, bekannt und in ihrer großen Bedeutung gewürdigt. Sie ist eine der Aufgaben des zentralen Nervensystems. Zwar ist dessen Betätigung in der Aufnahme äußerer Reize und in der Vermittlung der Reaktionen auf solche weit auffälliger und auch viel genauer untersucht als seine Wichtigkeit für die innere Bindung. Aber diese kommt jener doch wohl an Umfang nahe. Die dynamische Bindung ist der stofflichen in allen den Fällen überlegen, wo es auf Schnelligkeit der Reizübermittlung ankommt; sie ist besonders immer dort vorhanden, wo es sich um Einwirkung auf die Skelettmuskulatur handelt. Überall da, wo die Koordination der mannigfachen Muskelkontraktionen in Frage kommt, die zur Ausführung komplizierter Körperbewegungen zusammenwirken müssen, ist es das zentrale Nervensystem, das durch Vermittlung seiner langen Bahnen das Ineinandergreifen der Teilhandlungen zur Einheitlichkeit bewirkt. In andern Fällen aber ist die Wirkungsweise des Nervensystems derjenigen der Hormonen sehr ähnlich. So werden unsere Speicheldrüsen zur Sekretion veranlaßt, „das Wasser läuft uns im Munde zusammen", wenn wir hungrig sind und

andre ein leckres Mahl genießen sehen, oft sogar schon, wenn wir nur an eine solche Mahlzeit denken. Daß es in solchen Fällen wirklich das Nervensystem ist, das auf die Tätigkeit der Drüsen des Magens einen Einfluß übt, zeigte Pawlow durch seine genialen Versuche. Er legte bei einem Hunde eine Schlundfistel an, d. h. er heilte den aufschnittenen Schlund so in eine Öffnung der Haut ein, daß aufgenommene Nahrung nicht in den Magen kommt, sondern durch die Fistel wieder aus dem Körper herausgelangt; bei einer solchen Scheinfütterung tritt sofort eine vermehrte Absonderung von Magensaft auf, und die Vermittlung kann hier nur durch das Nervensystem geschehen sein. Ja in manchen Fällen wirken Hormone und Nervensystem zusammen: überschüssige Kohlensäure in dem Blut, das aus den Lungen kommt, erregt das die Atmung regulierende Zentrum, und von dort aus werden durch Nervenleitung die Atemmuskeln zu stärkerer Arbeit angeregt.

Aber auch die Tätigkeit des Nervensystems beschränkt sich nicht auf solche mehr vorübergehende Leistungen. Wir beobachten an ihm auch dauernde Betätigungen zur Bindung der Teile, ähnlich derjenigen, wie sie vielfach durch die Hormone bewirkt wird. Oben (S. 630) wurde schon auseinandergesetzt, daß vom Labyrinthorgan der Wirbeltiere beständig nervöse Reize ausgehen, die eine gewisse mittlere Spannung der Skelettmuskulatur zur Folge haben, ähnlich wie der Tonus der Gefäßmuskeln durch Hormone geregelt wird; Zerstörung oder Ausschaltung des Labyrinths bewirkt dementsprechend ein Schwinden der Muskelkraft, und Ähnliches gilt auch für die Statocysten mancher Wirbellosen, besonders der Tintenfische. Andrerseits ist eine ungestörte Verbindung mit dem zentralen Nervensystem für den Fortgang des normalen Stoffwechsels der Organe und ihrer Gewebe und überhaupt für deren Weiterbestehen und Wachstum von größter Wichtigkeit. Durchschneidung motorischer Nerven zieht Atrophie und schließliche Entartung der Muskeln nach sich; Zerstörung des sekretorischen Nerven der Unterkieferdrüse bewirkt Entartung dieser Drüse; nach der Durchschneidung des zweiten Halsnerven ist bei Kaninchen und Katze Ausfallen der Haare am Ohre beobachtet worden. Es gehen also vom zentralen Nervensystem trophische Reize aus, die für die richtige Ernährung der versorgten Organe von Wichtigkeit sind. Das ist aber nicht so zu verstehen, als ob besondere trophische Nerven vorhanden wären, deren Eigenart es wäre, die Ernährung und den Stoffwechsel der Organe, zu denen sie gehören, zu überwachen und zu regeln. Früher hat man das wohl geglaubt; aber beweisende Versuche liegen für eine solche Annahme nicht vor. Wenn beispielsweise die Durchschneidung des fünften Hirnnerven (Trigeminus) bei Kaninchen nach Ablauf von 6—8 Tagen zu Entzündung des Auges, Absterben der Hornhaut und schließlich zum Untergange des ganzen Augapfels führt, so liegt das daran, daß dem Auge damit seine Schutzmittel genommen sind: die Absonderung von Tränenflüssigkeit und deren regelmäßige Verteilung über das Auge durch den Lidschlag hört auf; infolge der Zerstörung der Empfindlichkeit des Auges wird dieses allerhand Verletzungen ausgesetzt; die mit der Operation verknüpfte Hemmung der gefäßerweiternden Nerven hat ungenügende Blutversorgung des Augapfels zur Folge. Das alles vereinigt sich, um die verderbliche Wirkung der Operation herbeizuführen. Verhindert man aber durch Vernähung der Lider Verletzungen des Auges, so schreitet dessen Schädigung viel langsamer fort. Wir müssen die trophische Wirkung lediglich als Nebenwirkung andersartiger Reize betrachten; jeder Nerv ist dann für das Organ, zu dem er geht, gleichzeitig ein trophischer Nerv; denn die Reize, die er ihm zuführt, sind Lebensbedingung für die Gewebe; ohne diese Reize gehen sie zugrunde. Diese Reize aber veranlassen das Organ zur Tätigkeit, und die Tätigkeit wirkt auf den Stoffwechsel,

vielleicht wieder durch Vermittlung von Hormonen. So wächst zwar eine bei einem Unkenembryo eingepflanzte überzählige Gliedmaße zunächst heran; sie verschwindet aber schließlich durch Rückbildung, da ihr die Innervierung und damit auch die normale Tätigkeit fehlt.

Sogar auf die Formbildung scheint dem Nervensystem ein gewisser Einfluß zuzukommen, wenn er auch nur beschränkt ist. An embryonalen Organismen allerdings scheint die Regeneration abgeschnittener Teile unabhängig vom zentralen Nervensystem zu verlaufen und durch dessen Schädigung nicht gestört zu werden. Bei erwachsenen Tieren aber sind andre Ergebnisse erzielt. Herbst hat gezeigt, daß sich das abgeschnittene Stielauge eines Krebses nur dann regeneriert, wenn das Zentralnervensystem unbeschädigt ist, und Versuche mit Wassermolchen (Molge), denen das Schwanzende abgeschnitten wurde, zeigten, daß für den normalen Verlauf der regenerativen Neubildung des Schwanzendes das Vorhandensein des unverletzten oder doch des regenerierten Rückenmarks Bedingung ist.

So stellen diese beiden Reizarten im Körper, die chemischen und die nervösen Reize, die Bindung zwischen den Teilen her; in vielen Fällen wirkt jede Reizart für sich; oft aber auch begegnen sie uns in untrennbarem Zusammenwirken.

3. Die Anpassung der Teile aneinander.

Die Harmonie der Teile im Organismus ist für den regelrechten Ablauf der Lebensvorgänge notwendig. Aber sie ist nichts Selbstverständliches, sie verlangt eine Erklärung. Bei der Entwicklung eines Tieres aus dem Ei legen sich die Organe oft in ganz anderen Größenverhältnissen an, als sie sie im erwachsenen Zustande besitzen; es gibt beim Wirbeltier z. B. Entwicklungsgegenstände, wo das Gehirn die Hälfte des ganzen Zentralnervensystems ausmacht; der Kopf überwiegt anfänglich sehr bedeutend gegenüber dem Rumpf; die embryonale Leber ist viel größer als die des fertigen Tieres; beim jungen Tier bis zum Eintritt der geschlechtlichen Reife ist die Thymus stark ausgebildet und nimmt dann schnell an Umfang ab. So ändert sich das Verhältnis der Teile zueinander im individuellen Leben, und mit der Größe verändern sich auch die Leistungen. Einzelne Funktionen können, entsprechend den Lebensbedingungen, hervortreten und drängen andre zurück. Die freie Beweglichkeit bei dem Jugendzustande eines Schmarotzers, etwa bei der Larve einer Sacculina (S. 68) geht verloren, und die Tätigkeit der Ernährungs- und Fortpflanzungsapparate tritt in den Vordergrund. Aber von vornherein besitzen alle Organe die Fähigkeit des Wachstums, und es geht das Wachstum des einen sicher nicht ohne Beeinträchtigung des anderen vor sich. Unter dem Einfluß der sich entwickelnden Geschlechtsorgane z. B. schwindet beim Lachs ein großer Teil des mächtigen Seitenrumpfmuskels (S. 353). Kurz, das gegenseitige Massen- und Formverhältnis der Teile ist nicht ein für allemal festgelegt, sondern es befindet sich im Flusse und bedarf einer inneren Regelung.

Die Teile des Körpers befinden sich im Zustande des Wettbewerbs. Sie müssen nebeneinander in einem beschränkten Raume Platz finden, und müssen sich in die dargebotene Nahrungsmenge teilen. Wenn sich ein Organ stärker ausdehnt, so nimmt es einem anderen den Raum weg; wenn eines dem Blut mehr Nahrung entzieht, so geht das auf Rechnung derer, die aus derselben Quelle schöpfen. Dieser Kampf der Teile im Organismus kann zu einem zerstörenden Prinzip werden; wenn ein lebenswichtiger

Teil sich zu schwach erweist und in diesem Kampfe unterliegt, dann geht der ganze Körper zugrunde. Wenn z. B. eine krankhafte Wucherung, ein Abszeß einen Druck auf einen Abschnitt der Großhirnrinde ausübt, so wird dieser funktionsunfähig und das führt zu schweren Störungen im Haushalt des Körpers. Für gewöhnlich aber spielt sich der Wettbewerb der Organe friedlicher ab und wird dann zum formgebenden Prinzip.

Der Kampf der Teile um den Raum bewirkt ihre Anpassung an die Gesamtform des Körpers. In der geräumigen, breiten Leibeshöhle der Schildkröte nehmen Lungen, Magen, Nieren und Gonaden eine breite, massige Gestalt an in Ausnutzung des gebotenen Raumes; bei den Schlangen dagegen müssen die Organe sich drängen und drücken: die eine Lunge schwindet ganz bei dem Kampf um den Raum, wie das ähnlich bei den schlangenartig langgestreckten Blindwühlen (Gymnophionen) sich anbahnt; Leber und Magen sind schlank; die Nieren und Gonaden liegen nicht symmetrisch nebeneinander, wie es ihre ursprüngliche Anlage mit sich bringt, sondern sie schieben sich hintereinander. Der andauerndern Wirkung des Druckes von seiten der aufliegenden Muskeln ist es zuzuschreiben, daß das menschliche Schienbein einen dreieckigen Querschnitt hat, anstatt eines runden oder elliptischen, wie er den mechanischen Anforderungen am besten entsprechen würde. Beim Herzen der Vögel und Säuger beobachten wir eine Raumkonkurrenz der beiden Herzkammern. Die linke Kammer, der die größere Arbeit obliegt, trägt den Sieg davon, sie wird formbestimmend für das ganze Herz; sie erhält einen runden Querschnitt, bei ihr ordnen sich die Muskelmassen so an, wie sie zur kräftigsten Wirkung auf den Inhalt des Hohlraums kommen, nämlich gleichmäßig um diesen Hohlraum. Die rechte Kammer dagegen als die schwächere muß sich jener fügen und legt sich mit halbmondförmigem Querschnitt um sie herum, gleichsam ein Anhängsel (Abb. 286 S. 438). Die linke Lunge des Menschen bleibt kleiner als die rechte, da das links in der Brusthöhle gelegene Herz ihr Raumkonkurrenz macht. Die Leber, deren Funktion eine bestimmte äußere Gestaltung nicht verlangt, ist in ihrer Form ganz von den Nachbarorganen abhängig und schiebt sich z. B. bei den Fischen so dicht in die Lücken zwischen den Darmschlingen, daß sie diese abgußartig ausfüllt. Vollends solche Teile wie Fettanhäufungen, die erst nachträglich in den fertigen Organismus hineinkommen, sind ganz darauf angewiesen, den Raum zu nehmen, der übrig bleibt.

Auch der Kampf um die Nahrung läßt sich vielfach in großer Deutlichkeit verfolgen. Eine Kuh, die reichlich Milch gibt, kann nicht gleichzeitig fett werden. Die Fischzüchter berichten, daß der Lederkarpfen, in dessen Haut keine Schuppen gebildet werden, schneller wachse als der Schuppenkarpfen, bei dem die Schuppen einen Teil der Nahrung zu ihrer Ausbildung erfordern. Beim Hungerstoffwechsel nimmt das Gewicht der tätigsten Organe, die also am meisten Stoff verbrauchen, wie Herz und Gehirn, gerade am wenigsten ab; sie bemächtigen sich der spärlichen Nährstoffe auf Kosten der übrigen Organe, deren Masse dabei teilweise eingeschmolzen wird. Während der Schwangerschaft tritt bei den Frauen sehr häufig, infolge des Verbrauchs von Kalksalzen für die Frucht, ein Verlust von Kalk in den Knochen ein, der nach der Geburt meist bald ausgeglichen wird; bei jahrelang stillenden Frauen, wo die Milchdrüsen dem Blute allen Kalk entziehen, kann solche Knochenerweichung den Charakter schwerer Erkrankung annehmen.

Wie aber kommt es nun zu einer Regelung dieser Konkurrenz, was entscheidet den Sieg in diesen Wettbewerb, und vor allem, was entscheidet ihn derart, daß die Organe sich zu solchem Umfang entwickeln, wie es dem Bedürfnis des Körpers gerade entspricht. Es kann nicht ein festbestimmtes, einfach durch Vererbung von Generation zu Generation

übertragenes Größenverhältnis sein, eine vorgesehene Harmonie. Denn mit dem gesteigerten Bedürfnis wächst innerhalb bestimmter Grenzen auch das betreffende Organ. Wenn eine Niere wegen Krankheit herausoperiert wurde, so übernimmt die andre deren Arbeit mit und nimmt infolgedessen beträchtlich an Umfang zu. Übung führt zur Stärkung der Muskeln; Steigerung der Flüssigkeitsmenge in den Kreislauforganen, wie bei Säufern, hat eine Erweiterung und Vergrößerung des Herzens zur Folge. Und nicht nur die aktive Arbeit eines Organes bewirkt dessen Anpassung an die Funktion; auch passive Leistungen, Widerstand gegen Zug- und Druckwirkungen, bedingen bestimmte Anordnungen der Teile. Unter mechanischem Druck bilden sich auf der inneren Handfläche dicke Hornschwielen, die die darunterliegende Epidermis schützen. In bindegewebigen Häuten, die starkem Zug ausgesetzt sind, wie den Muskelfascien, ordnen sich die Fasern in der Richtung des Zuges an. Die Knochen der höheren Wirbeltiere sind so gebaut, daß mit möglichst wenig Masse eine möglichst große Wirkung erreicht wird; die langen Knochen z. B. sind hohl, mit kompakter Wand, und an ihren Enden wird Druck und Zug, die auf die Gelenkfläche und die Muskelansätze ausgeübt werden, durch ein nach mechanischen Prinzipien angeordnetes Gerüstwerk dünner Knochenbälkchen auf die kompakten Wandungen übertragen; und bei veränderter Beanspruchung, wie sie z. B. nach schiefer Verheilung eines Knochenbruchs eintritt, bildet sich dies Gerüst in einiger Zeit so um, daß der Bau wieder den Anforderungen der Funktion genügt. Wenn dagegen ein Organ nicht gebraucht wird, so leidet es unter der Konkurrenz der anderen und verliert an Masse: so werden die Muskeln eines Armes schwach, wenn er wegen Knochenbruchs zu längerer Untätigkeit verurteilt war, und die Haut einer Hand, die keine harte Arbeit mehr verrichtet, verliert die Hornschwielen und wird dünner.

Diese Selbstregulierung der Größe und inneren Gestaltung der Organe, die sie in Harmonie mit den Bedürfnissen des Körpers bringt, bezeichnet man als funktionelle Anpassung. Man hat früher geglaubt, die Stärkung der Organe durch ihre Funktion auf die Weise erklären zu können, daß durch die Arbeit bezw. durch den Reiz, den die dabei entstehenden Stoffwechselprodukte ausüben, ein lebhafterer Zustrom von Blut und damit eine intensivere Ernährung der arbeitenden Organe stattfinde. Aber wenn auch damit die Gelegenheit zu vermehrter Ernährung geboten ist, so bleibt doch zu bedenken, daß Ernährung auf Tätigkeit der Zellen, auf aktiver Nahrungsaufnahme beruht und nicht durch die bloße Anwesenheit von Nährstoffen ohne weiteres gegeben wird; sonst müßten ja die dem Darm benachbarten Gewebe am besten ernährt sein und am stärksten wachsen. Die richtigere Auffassung ist vielmehr die, daß funktionelle Reize, die zur Tätigkeit anreizen, zugleich trophische Reize für die betreffenden Organe sind, daß diese um so mehr zur Nahrungsaufnahme angeregt werden, je lebhafter sie arbeiten; und daher kann es kommen, daß die bei der Arbeit verausgabten Stoffe nicht nur ersetzt, sondern auch über den Verbrauch hinaus noch mehr Stoffe assimiliert werden und so ein Wachstum der funktionierenden Organe stattfindet.

Dieses Zusammenfallen von funktionellem und trophischem Reiz ist für die Anpassung der Organismen an ihre Lebensbedingungen ungemein vorteilhaft. Wir müssen eine Erklärung dafür suchen, wenn wir es nicht einfach teleologisch als eine dem Protoplasma als solchem innewohnende Zweckmäßigkeit ansehen wollen. Eine solche Erklärung hat W. Roux gegeben, dem wir diese ganzen Gedankengänge in erster Linie verdanken: er versucht, die erhaltungsgemäßen Einrichtungen des Protoplasmas auf den Kampf oder Wettbewerb der Teile im Organismus zurückzuführen.

Nicht nur die Organe, die Gewebe, die Zellen im Körper befinden sich untereinander im Wettbewerb um Raum und Nahrung, sondern innerhalb der Zellen auch die kleinsten lebenstätigen Teilchen, die Lebenseinheiten, und zwar ist der Wettbewerb zwischen diesen gleichartigen Teilchen viel lebhafter als zwischen verschiedenartigen Elementen, da sie alle die gleichen Bedürfnisse haben. Diese kleinsten Teilchen sind zwar gleichartig; aber es ist mit Sicherheit anzunehmen, daß sie nicht völlig gleich sind, sondern daß kleine Verschiedenheiten zwischen ihnen vorhanden sind, und solche Verschiedenheiten können für den Ausgang des Kampfes den Ausschlag geben. Wenn eine Substanz beständig in gleichem Maße assimiliert, ohne daß sich bei stärkerem Verbrauch auch ihre Assimilation und der Ausgleich des Verlustes steigert, dann wird sie in Zeiten lebhafter Funktion im Nachteil sein gegenüber einer Substanz, bei der die Stärke der Assimilation sich nach dem Verbrauch richtet: diese wird auch bei starker Inanspruchnahme sich unvermindert erhalten, jene aber wird geschädigt. Wenn aber eine Substanz so beschaffen ist, daß sie bei lebhaftem Funktionieren nicht bloß das Verbrauchte ersetzt, sondern den Verbrauch auch noch überkompensiert, mehr assimiliert als sie verloren hat, so wird diese jenen beiden überlegen sein, sie wird wachsen durch die Arbeit. Und wenn in der gleichen Zelle Substanzen mit solchen Verschiedenheiten nebeneinander vorkommen, so wird diejenige, für die eine vermehrte Arbeit zugleich ein vermehrtes Wachstum mit sich bringt, für die der Reiz eine Kräftigung bedeutet, in Zeiten starker Inanspruchnahme den andern überlegen sein, sie wird die anderen verdrängen und sich an ihre Stelle setzen. Die Unterschiede werden zunächst nur klein sein. Aber diese Auslese im Innern des Protoplasmas wird dazu führen, daß mehr und mehr allgemein die funktionellen Reize zugleich trophische Reize für das Protoplasma werden. Die Grundlage für diese „züchtende Auslese" ist also die qualitative Ungleichheit der der gleichen Funktion dienenden Teilchen; aus ihr ergibt sich der Wettkampf von selbst infolge des Stoffwechsels. Das ist Roux's Theorie vom Kampf der Teile im Organismus. Sie zeigt den Weg, wie die mechanische Entstehung der „zweckmäßigen" Protoplasmaeigenschaften denkbar ist.

Durch die funktionelle Anpassung findet die Harmonie zwischen den Organen eine Erklärung; man kann in diesem Sinne geradezu sagen, daß das Bedürfnis sich auch das Organ schafft. Dabei ist es eine müßige Frage: was ändert sich zuerst, die Form oder die Funktion? Form und Funktion sind nur zwei Seiten eines Organs oder eines Organismus, die sich die eine bei dieser, die andre bei jener Betrachtungsweise aufdrängen. Sie stehen in untrennbarem Zusammenhang, in jenem Zusammenhange, der uns bei allen bisherigen Auseinandersetzungen geleitet hat und den Leuckart mit dem schon oben angeführten Ausspruch kennzeichnet: „Lebensäußerung und Bau verhalten sich zueinander wie die zwei Seiten einer Gleichung. Man kann keinen Faktor, auch nicht den kleinsten, verändern, ohne die Gleichung zu stören."

Register.

* bedeutet Abbildung; in den Worterklärungen bedeutet gr. griechisch, lat. lateinisch.

1) a gr. negierende Vorsilbe, chroma gr. Farbe. — 2) adaequare lat. gleichkommen. — 3) ad lat. bei, neben, ren lat. Niere. — 4) a gr. negierende Vorsilbe, gamos gr. Vermählung, gonos gr. Zeugung. — 5) accommodare lat. anpassen. — 6) a gr. negierende Vorsilbe, conus lat. Kegel. — 7) akron gr. Gipfel, odus gr. Zahn. — 8) albumen lat. Eiweiß. — 9) allas gr. wurstförmiger Sack. — 10) alveolus lat. Höhlung. — 11) ambulacrum lat. Spaziergang; von ambulare lat. hin und her gehen. — 12) a gr. negierende Vorsilbe, mitos gr. Faden. — 13) amnion gr. Schafhaut. — 14) amphi gr. auf beiden Seiten, koilos gr. hohl, diskos gr. Scheibe, mixis gr. Vermischung. — 15) ampulla lat. bauchige Flasche. — 16) a gr. negierende Vorsilbe, aer gr. Luft, bioo gr. leben.

1) a gr. negierende Vorsilbe, amnion Schafhaut. — 2) a gr. negierende Vorsilbe, eligere lat. auswählen. — 3) animal lat. Tier. — 4) a gr. negierende Vorsilbe, osme gr. Geruch. — 5) anti gr. gegen, ago gr. handeln. — 6) appendix lat. Anhang, pyloros gr. Pförtner. — 7) apponere lat. dazu-, danebenlegen. — 8) archi- gr. ur-, anfangs, pallium lat. Mantel. — 9) area lat. Hof, centralis lat. in der Mitte gelegen. — 10) articularis lat. zum Gelenk gehörig. — 11) Abgekürzt für arytaenoid; arytaina gr. Schöpflöffel. — 12) assimilare lat. ähnlich machen. — 13) associare lat. vereinigen. — 14) a gr. negierende Vorsilbe, stigma gr. Punkt. — 15) atavus lat. Urahn. — 16) atokos gr. unfruchtbar.

1) autos gr. selbst, temno gr. schneiden. — 2) axon gr. Achse. — 3) bis lat. zweimal. — 4) blastos gr. Keim, koilos gr. hohl, meros gr. den Teil, poros gr. Öffnung. — 5) brachialis lat. zum Arm gehörig, ganglion gr. Knoten. — 6) bronchos gr. Luftröhre. — 7) bucca lat. Backe. — 8) bulbus lat. Zwiebel, olfacere lat. riechen, wittern. — 9) bunos gr. Höcker, odus gr. Zahn. — 10) bursa lat. Beutel, Tasche. — 11) cochlea lat. Schnecke. — 12) neuron gr. Nerv, enteron Darm. — 13) Hundszähne, Eckzähne; canis lat. Hund. — 14) karpos gr. Handwurzel. — 15) kainos gr. neu, genesis gr. Entstehung. — 16) centrum lat. Mitte, fugere lat. fliehen, petere lat. zu erreichen suchen, lekithos gr. Dotter, soma gr. Körper, tendere lat. spannen. — 17) cerebrum lat. Gehirn, ganglion gr. Nervenknoten.

1) chele gr. Schere, keras gr. Horn. — 2) chloros gr. grün, agogas gr. wegführend, cruor lat. Blut, phyllon gr. Blatt. — 3) choane gr. Trichter. — 4) chorde gr. Saite, dorsum lat. Rücken, tympanon gr. Pauke, teino gr. spannen. — 5) chorion gr. Haut, Eihaut, eidos das Aussehen. — 6) chroma gr. Farbe, soma gr. Körper. — 7) chylos gr. Saft, Nahrungssaft. — 8) cilia lat. Augenwimpern. — 9) Kreislauforgane; circulari lat. in einen Kreis zusammentreten. — 10) cirrus lat. Ranke. — 11) clavis lat. Schlüssel. — 12) clitellum lat. Sattel. — 13) knide gr. Nessel, cilia lat. Wimpern.

1) koilos gr. hohl. — 2) columella lat. Säulchen. — 3) conus lat. Kegel. — 4) copula lat. Verbindung. — 5) corax lat. Rabe: Rabenschnabelbein. — 6) corneus lat. hornig: Hornhaut, genesis gr. Entstehung. — 7) corpus lat. Körper, genu lat. Knie, striatus lat. gestreift. — 8) coxa lat. Hüfte. — 9) krikos gr. Ring. — 10) crista lat. Leiste, statos gr. stehend. — 11) cupula lat. Becher. — 12) kytos gr. Zelle, genesis gr. Entstehung, pyge gr. After, stoma gr. Mund.

1) faeces lat. Exkremente. — 2) degenerare lat. entarten. — 3) dendron gr. Baum. — 4) deprimere lat. niederdrücken. — 5) descendere lat. herabsteigen. — 6) deuteros gr. der zweite, cerebrum lat. Gehirn. — 7) diarthrosis gr. Gliederverbindung. — 8) diastema gr. Zwischenraum. — 9) diphyes gr. doppelt, kerkos gr. Schwanz, odus gr. Zahn. — 10) dissimilare lat. unähnlich machen. — 11) dissos gr. doppelt, goneia gr. Erzeugung. — 12) dominari lat. herrschen. — 13) ductus lat. Leitung, Gang. — 14) durus lat. hart, mater lat. Mutter. — 15) echinos gr. Igel, chroma gr. Farbe. — 16) ectos gr. außen. — derma gr. Haut, plasma gr. Gebilde. — 17) efficere lat. bewirken. — 18) eligere lat. auswählen. — 19) endon gr. innen, lympha lat. Wasser, pus, podos gr. Fuß, stylos gr. Säule, thermos gr. Wärme.

F

1) entos gr. innen, derma gr. Haut, plasma gr. Gebilde. — 2) ependyma gr. Oberkleid. — 3) epi gr. auf, über, nach, gamos gr. Vermählung, genesis gr. Entstehung, phyo gr. wachsen, strepho gr. drehen, epitokos gr. der Geburt nahe. — 4) eu gr. gut, echt, conus lat. Kegel. — 5) evolvere lat. auswickeln. — 6) excernere lat. ausscheiden. — 7) exo gr. außen, pus, podos gr. Fuß, thermos gr. Wärme. — 8) exspirare lat. aushauchen. — 9) extra lat. außerhalb, cellula lat. Zelle. — 10) femur lat. Oberschenkel. — 11) fermentum lat. Gärung. — 12) fibra lat. Faser, genesis gr. Entstehung. — 13) fibula lat. Spange. — 14) fissura lat. Spalte, rhis, rhinos gr. Nase. — 15) flagellum lat. kleine Geißel.

1) folliculus lat. kleiner Schlauch. — 2) foramen lat. Loch, paries lat. Wand, transversarius lat. querliegend. — 3) fossa lat. Graben. — 4) fovea lat. Grube, centralis lat. in der Mitte gelegen. — 5) fundus lat. Grund, Boden. — 6) funiculus lat. dünner Strick. — 7) furcula lat. kleine Gabel. — 8) gameo gr. heiraten, gonos gr. Zeugung. — 9) ganglion gr. Nervenknoten. — 10) gaster gr. Bauch, vasculum lat. kleines Gefäß. — 11) gemmula lat. kleine Knospe. — 12) generatio lat. Zeugung. — 13) gea gr. Erde, logos gr. Lehre. — 14) germen lat. Keim, genesis gr. Entstehung. — 15) glia gr. Leim. — 16) glomus u. glomerulus lat. Knäuel. — 17) glossa gr. Zunge, pharynx gr. Schlund. — 18) glykys gr. süß, genesis gr. Entstehung. — 19) gyros gr. Kreis, hippokampos gr. Seepferd.

---

1) haima gr. Blut, apophysis gr. Auswuchs, erythros gr. rot, kyaneos gr. blau, globare lat. ſ. zuſammenballen, lympha lat. Waſſer, philos gr. lieb. — 2) herba lat. Gras, vorare lat. verſchlingen. — 3) heteros gr. verſchieden, ungleich, kerkos gr. Schwanz, Chromoſom ſ. d., odus gr. Zahn, gameo gr. heiraten, gonos gr. Zeugung. — 4) homoios gr. ähnlich, thermos gr. Wärme. — 5) homos gr. gleich, homologos gr. übereinſtimmend, kerkos gr. Schwanz. — 6) hormao gr. antregen. — 7) humerus lat. Oberarmknochen. — 8) hydor gr. Waſſer, lyo gr. löſen.

1) hyper gr. über hinaus, metron gr. Maß, ops gr. Gesicht. — 2) hypo gr. unter, glossa gr. Zunge. — 3) hypophysis gr. Zuwachs. — 4) idios gr. eigen, plasma gr. Gebilde. — 5) ilia lat. Weichen. — 6) imago lat. Bild. — 7) Erg. dentes lat. Zähne, incidere lat. einschneiden. — 8) infundibulum lat. Trichter. — 9) inspirare lat. einatmen. — 10) inter lat. zwischen, maxilla lat. Kiefer. — 11) intra lat. innerhalb, cellula lat. Zelle. — 12) intus lat. hinein, suscipere lat. aufnehmen. — 13) isos gr. gleich, odus, odontos gr. Zahn, gameo gr. heiraten, lekithos gr. Dotter. — 14) Haargefäß; capillus lat. Haar. — 15) caro, carnis lat. Fleisch, vorare lat. verschlingen. — 16) karyon gr. Kern, kinesis gr. Bewegung. — 17) castrare lat. beschneiden. — 18) katalyein gr. auflösen.

1) cloaca lat. Abzugskanal. — 2) collum lat. Leim, eidos gr. Aussehen. — 3) columella lat. Säulchen. — 4) commissura lat. Verbindung. — 5) compensare lat. ausgleichen. — 6) conjugatio lat. Verbindung. — 7) Bindehaut: conjungere lat. verbinden. — 8) connectere lat. verknüpfen. — 9) continuus lat. zusammenhängend. — 10) kopros gr. Kot, lithos gr. Stein. — 11) correlatio neulat. Wechselbeziehung. — 12) kryptos gr. verborgen. — 13) kteis, ktenos gr. Kamm. — 14) cutis lat. Haut, cuticula lat. Häutchen. — 15) lagena lat. Flasche. — 16) lacuna lat. Lache, Lücke. — 17) linon gr. Lein, Faden. — 18) lobus lat. Lappen, limbus lat. Saum, olfacere lat. riechen.

1) lophos gr. Kamm, odus, odontos gr. Zahn. — 2) lympha lat. Wasser. — 3) macula lat. Fleck, neglectus lat. vernachlässigt. — 4) makros gr. groß, gameo gr. heiraten. — 5) mandibula lat. Kinnbacken. — 6) masaomai gr. kauen. — 7) maxilla lat. Kiefer. — 8) tegere lat. bedecken. — 9) mesos gr. d. mittlere, encephalon gr. Gehirn, enchyma gr. das Eingegossene, derma gr. Haut, nephros gr. Niere. — 10) mesenterion gr. Gekröse, filamentum lat. Faden. — 11) meta gr. nach, karpos gr. Handwurzel, genesis gr. Entstehung, nephros gr. Niere, tarsos gr. Fußwurzel, zoon gr. Tier, encephalon gr. Gehirn. — 12) metamorphein gr. die Gestalt wechseln. — 13) mikros gr. klein, gameo gr. heiraten, pyle gr. Tor, osme gr. Geruch. — 14) mitos gr. Faden. — 15) Erg. dentes lat. Zähne, molere lat. mahlen. — 16) morphe gr. Gestalt, logos gr. Lehre. — 17) movere lat. bewegen. — 18) mucus lat. Schleim. — 19) multum lat. viel.

1) musaios gr. mosaikartig. — 2) mutare lat. verändern. — 3) mys, myos gr. Muskel, nema gr. Faden, phaino gr. erscheinen, saeptum lat. Scheidewand. — 4) myein gr. schließen, ops gr. Auge. — 5) nema gr. Faden, kalyx gr. Kelch. — 6) neos gr. neu, kranion gr. Schädel, pallium lat. Mantel, teino gr. hinhalten, vita lat. Leben. — 7) nephros gr. Niere, nephridios gr. zur Niere gehörig, kytos gr. Zelle, tome gr. d. Schnitt. — 8) neuron gr. Nerv, apophysis gr. Auswuchs, enteron gr. Darm, blastos gr. Keim, fibra lat. Faser, poros gr. Öffnung, pilema gr. das Verfilzte. — 9) nucleus lat. Kern, protos gr. d. erste. — 10) oculus lat. Auge, movere lat. bewegen. — 11) odus, odontos gr. Zahn, blastos gr. Keim. — 12) omnis lat. jeder, alles, vorare lat. verschlingen. — 13) oon gr. Ei, kytos gr. Zelle, genesis gr. Entstehung, gonos gr. Abstammung. — 14) operculum lat. Deckel. — 15) opisthen gr. hinten, koilos gr. hohl. — 16) orthos gr. gerade, bestimmt gerichtet, genesis gr. Entwicklung.

1) os lat. Knochen, entos gr. innen, glossa gr. Zunge. — 2) osculum lat. kleiner Mund. — 3) osme gr. Geruch. — 4) osteon gr. Knochen, blastos gr. Keim, klao gr. zerbrechen. — 5) ostium lat. Mündung. — 6) pais, paidos gr. das Kind, genesis gr. Entstehung. — 7) palaios gr. alt, kranion gr. Schädel, logos gr. Lehre. — 8) palatum lat. Gaumen, quadratus lat. viereckig. — 9) palin gr. wiederholt, genesis gr. Entwicklung. — 10) pallium lat. Mantel. — 11) pan gr. alles, gignomai gr. erzeugen, kreas gr. Fleisch. — 12) papilla lat. Warze, folium lat. Blatt, fungus lat. Pilz, lagena s. d., vallare lat. mit Wall umgeben. — 13) papula lat. Bläschen. — 14) para gr. neben, bronchos gr. Luftröhre, pus, podos gr. Fuß. — 15) parasitos gr. neben jmd. speisend. — 16) parenchyma gr. d. Füllsel. — 17) paries lat. Wand, ganglion gr. Nervenknoten. — 18) para gr. neben, os, otos gr. Ohr. — 19) parthenos gr. Jungfer, genesis gr. Zeugung, gonidion gr. Brut. — 20) pes, pedis lat. Fuß, ganglion gr. Nervenknoten, palpare lat. tasten. — 21) pedicellus lat. kleiner Stiel. — 22) pellicula lat. Häutchen. — 23) penis lat. männliches Glied. — 24) peri gr. um, herum, branchia gr. Kiemen, kardia gr. Herz, chondros gr. Knorpel, osteon gr. Knochen, stoma gr. Mund. — 25) peristaltikos gr. umfassend und zusammendrückend. — 26) phagein gr. fressen, kytos gr. Zelle. — 27) pharynx gr. Schlund. — 28) pius lat. zart, mater lat. Mutter. — 29) pingere lat. färben. — 30) s. Epiphyse, pinea lat. Tannenzapfen. — 31) placenta lat. Kuchen. — 32) plax, plakos gr. Platte, eidos gr. Aussehen. — 33) planetos gr. umhertreibend. — 34) pleura gr. Seite, ganglion gr. Nervenknoten, odus, odontos gr. Zahn. — 35) poikilos gr. bunt, wechselnd, thermos gr. Wärme. — 36) polys gr. viel, phyo gr. erzeugen, odus, odontos gr. Zahn. — 37) prae lat. vor, formare lat. bilden. — 38) Erg. dentes lat. Zähne, prae lat. vor, s. Molaren. — 39) presbys gr. alt, ops, opos gr. Auge. — 40) pro lat. vor, koilos gr. hohl, gamos gr. Vermählung, nephros gr. Niere. — 41) proglottis gr. Zungenspitze.

1) protos gr. d. erste, encephalon gr. Gehirn, cerebrum lat. Gehirn, gyne gr. Weib, nephros gr. Niere, plasma gr. Gebilde. — 2) proteros gr. der frühere, aner, andros gr. Mann. — 3) protero gr. vorn, glyphein gr. aushöhlen. — 4) pseudein gr. lügen, vortäuschen, conus lat. Kegel, pus, podos gr. Fuß. — 5) pteryx gr. Flügel, eidos gr. Gestalt. — 6) Schambein; pubes lat. mannbar. — 7) pulpa lat. d. Fleischige. — 8) pulvillus lat. kleines Kissen. — 9) pyge gr. Steiß, stylos gr. Säule. — 10) pyloros gr. Pförtner. — 11) Erg. os lat. Knochen, jugum lat. Joch. — 12) radius lat. Speiche. — 13) radula lat. Schabeisen. — 14) receptaculum lat. Behältnis, semen, seminis lat. Samen. — 15) recipere lat. aufnehmen. — 16) recedere lat. zurücktreten. — 17) reducere lat. zurückführen. — 18) regenerare lat. wieder erzeugen. — 19) Enddarm; rectus lat. gerade. — 20) residere lat. zurückbleiben. — 21) resorbere lat. aufsaugen. — 22) Netzhaut; rete lat. Netz. — 23) rhabdos gr. Stab, koilos gr. hohl.

1) rudimentum lat. erster Anfang, erster Versuch. — 2) sacculus lat. kleiner Sack. — 3) Kreuzbein; sacralis lat. heilig. — 4) sapros gr. faulend, zoon gr. Tier. — 5) sarx, sarkos gr. Fleisch, lemma gr. Hülle, plasma gr. Gebilde. — 6) scala lat. Treppe, medius lat. d. mittlere, tympanon gr. Pauke, vestibulum lat. Vorraum. — 7) scapula lat. Schulterblatt.

1) segmentum lat. Abschnitt. — 2) secare lat. schneiden, odus, odontos gr. Zahn. — 3) secernere lat. absondern. — 4) selene gr. Mond, Halbmond, odus, odontos gr. Zahn. — 5) serum lat. Blutwasser. — 6) sexus lat. Geschlecht. — 7) sinus lat. Bucht, Hohlraum, frons, frontis lat. Stirn, uron gr. Harn, genitalis zur Zeugung gehörig. — 8) siphon gr. Röhre, phorein gr. tragen. — 9) skleros gr. hart, derma gr. Haut. — 10) solen gr. Röhre, kytos gr. Zelle, glyphein gr. aushöhlen.

1) soma gr. Körper, gignomai gr. erzeugen. — 2) sperma gr. Same, genesis gr. Entstehung, gonos gr. Abstammung, phorein gr. tragen, zoon gr. Tier, kytos gr. Zelle. — 3) spinalis lat. zur spina gehörig; spina (lat. Dorn) = Wirbelsäule. — 4) coecus lat. blind; hier coecum = Blinddarm. — 5) Schwammige Knochenstruktur; von spongia gr. Schwamm. — 6) Erg. os lat. Knochen; squamosus lat. schuppig. — 7) statos gr. stehend, blastos gr. Keim, kystis gr. Blase, lithos gr. Stein. — 8) stigma gr. Punkt. — 9) stolo lat. Wurzelsproß, proles lat. Nachkommenschaft, ferre lat. bringen. — 10) stratus lat. hingebreitet, corneus lat. aus Horn, granum lat. Korn, mucus lat. Schleim. — 11) strobilos gr. Tannenzapfen. — 12) sub lat. unter, intestinum lat. Eingeweide, lingua lat. Zunge, maxilla lat. Kiefer, umbrella neulat. vom franz. ombrelle, Schirm. — 13) superponere lat. darüberlegen. — 14) sympathein gr. mitempfinden. — 15) synarthrosis gr. Begliederung. — 16) syn gr. zusammen, gamos gr. Heirat, kytos gr. Zelle. — 17) syrinx gr. Pfeife. — 18) tapetum lat. Teppich. — 19) tarsus lat. Fußwurzel. — 20) telos gr. Ende, encephalon gr. Hirn, skopein gr. blicken, lekithos gr. Dotter. — 21) tentare lat. betasten — 22) tetanos gr. d. Zucken. — 23) tetras gr. eine Anzahl von vier Stück. — 24) thalamus gr. Zimmer, opticos gr. zum Sehen gehörig. — 25) theke gr. Behältnis, odus, odontos gr. Zahn.

1) thermos gr. Wärme. — 2) thorax gr. die Brustrüstung. — 3) thymos gr. Brustdrüse. — 4) thyreos gr. Schild, eidos gr. Aussehen. — 5) tibia lat. Schienbein. — 6) tonos gr. Spannung. — 7) tracheia gr. Luftröhre. — 8) transformare lat. umbilden. — 9) transfundere lat. hinübergießen. — 10) trans lat. über, plantare lat. pflanzen. — 11) Erg. os lat. Knochen; transversus quer verlaufend. — 12) thrix, thrichos gr. Haar, kystis gr. Blase. — 13) Erg. nervus; trigemini lat. Drillinge. — 14) tritos gr. d. dritte, cerebrum lat. Hirn. — 15) tri- gr. 3, tuberculum lat. Höcker. — 16) trochanter gr. Schenkelkopf, maior lat. größer. — 17) Erg. nervus; trochlea gr. Rolle. — 18) trochos gr. Rad. — 19) trepho gr. ernähren. — 20) truncus lat. Stamm. — 21) tubulus lat. kleine Röhre, contorquere lat. herumdrehen, rectus lat. gerade verlaufend. — 22) turgere lat. strotzen. — 23) tympanon gr. Pauke. — 24) typhlos gr. blind, solen gr. Röhre, Rinne. — 25) ulna lat. Elle. — 26) undare lat. wallen. — 27) unus lat. einer. — 28) ureter gr. Uringang. — 29) utriculus lat. Säckchen. — 30) Erg. nervus, vagari lat. umherschweifen. — 31) variare lat. abwechseln. — 32) vegetare lat. beleben. — 33) sinus lat. Busen, Ausbuchtung. — 34) ventriculus lat. kleiner Bauch.

W

1) viscera lat. Eingeweide, ganglion gr. Nervenknoten. — 2) vis lat. Kraft, essentialis neulat. von esse sein, leben. — 3) vita lat. Leben. — 4) vivus lat. lebend, parere lat. gebären. — 5) vomer lat. Pflugschar.

1) zone gr. Gürtel, radiatus lat. strahlend. — 2) zeugnymi gr. verbinden.

Druck von B. G. Teubner in Leipzig

Verlag von B. G. Teubner in Leipzig und Berlin

NATURWISSENSCHAFT UND TECHNIK IN LEHRE UND FORSCHUNG

Eine Sammlung von Lehr- und Handbüchern herausgegeben von

Dr. F. DOFLEIN und **Dr. K. T. FISCHER**

Professor der Zoologie an der Universität München und II. Konservator der Zoologischen Staatssammlung

Professor der Physik an der Kgl. Technischen Hochschule zu München

Gegenüber einer verflachenden Popularisierung der Naturwissenschaften und einer Überschätzung der Resultate einzelner Zweige derselben ist es das Ziel dieser Sammlung, in wissenschaftlich strenger, aber nicht nur dem Fachmann, sondern auch dem gebildeten Laien verständlicher Darstellung die großen Werte, die im Stoffe und in der Methode der naturwissenschaftlichen Forschung, in den rein wissenschaftlichen Resultaten, sowie in deren praktischen Anwendungen verborgen liegen, hervorzuheben und nutzbringend zu machen.

Band 1: Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Von Prof. Dr. **K. Goebel.** Mit 135 Abbildungen. gr. 8. 1908. In Leinwand geb. M. 8.—

„Dr. Goebel hat in seinem Buche ein reiches Tatsachenmaterial zusammengetragen, das einesteils die ungemein intensive Gestaltungskraft der Natur dartut, andererseits aber auch zeigt, wie die Pflanze oder einzelne ihrer Teile mit einer wahren Sensibilität auf äußere Reize reagiert, wie ja auch die Pflanze, ganz so wie Tier und Mensch, zum großen Teil ein Produkt ihrer Umgebung ist. Das Goebelsche Buch dürfte namentlich für die Lehrer der Naturwissenschaft an Mittelschulen, aber auch für die Lehrer an städtischen Oberklassen recht schätzenswerte Dienste leisten." **(Bayer. Lehrerzeitung.)**

Band 2: Lehrbuch der Paläozoologie. Von Prof. Dr. **E. Freiherr Stromer v. Reichenbach.**

I. Teil: **Wirbellose Tiere.** Mit 398 Abbildungen. gr. 8. 1909. In Leinwand geb. M. 10.—
II. Teil: **Wirbeltiere.** (Erscheint Ende 1910.)

„Das vorliegende Werk bietet eine Einführung in die reine Paläozoologie und setzt zwar einige zoologische, aber keine geologischen Kenntnisse voraus. Demgemäß legt der Verfasser unter engstem Anschluß an die Zoologie vor allem den Bau der Tiere klar. Besondere Beachtung hat Dr. Stromer der Lebensweise und der zeitlichen wie der geographischen Verbreitung der Tiere geschenkt, sowie den Erhaltungsarten und Bedingungen der Tierreste, dem Zusammenhange der Paläozoologie mit anderen beschreibenden Naturwissenschaften und endlich dem für den Paläozoologen wichtigen Skelett im allgemeinen. Im Gegensatz zu der sonst üblichen Methode ist der Verfasser in der Regel von den lebenden Formen zu den geologisch älteren übergegangen in der Meinung, daß man richtiger von dem Gutérforschten zum weniger Gesicherten übergehen müsse als umgekehrt. Das treffliche Buch, das seinem Titel entsprechend hauptsächlich ein Leitfaden für das Fachstudium sein will, enthält nicht weniger als 398 Abbildungen, die infolge ihrer Klarheit und Deutlichkeit ein anschauliches Hilfsmittel für den Studierenden bilden." **(Fränkischer Kurier.)**

Band 3: Planktonkunde. Von Privatdozent Dr. **A. Steuer.** Mit 365 Abbildungen und 1 farbigen Tafel. gr. 8. 1910. In Leinwand geb. M. 26.—

Das vorliegende Werk bietet die erste wirklich umfassende Darstellung der Planktonkunde, dieses für Zoologen und Botaniker wie für den Geographen, Paläontologen und endlich auch den praktischen Fischer gleich wichtigen Gebietes. Fußend auf dem Boden eigener Forschung, unter Heranziehung zahlreicher instruktiver Abbildungen, entwirft Verfasser hier ein allseitiges Bild des gesamten Gebietes. Wenn das Buch sich aber auch in erster Linie an die Lehrer und Studierenden der Naturwissenschaft wendet, so wird es doch auch der gebildete Laie mit Interesse zur Hand nehmen, ist doch die Form der Darstellung eine durchaus gemeinverständliche.

Band 4: Physiologie der Einzelligen. Von Dr. **S. v. Prowazek.** Mit zahlreichen Abbildungen. gr. 8. 1910. In Leinwand geb. M. 6.—

Die wichtigsten Tatsachen, die sich auf die Physiologie der Protozoën beziehen, werden hier zum ersten Male in übersichtlicher Weise dargestellt. Gleichzeitig ist der Versuch gemacht, die neuesten Ergebnisse der Morphologie der Protozoën mit der Physiologie in Einklang zu bringen. Die Hauptkapitel sind derart abgefaßt worden, daß der der Protozoënbiologie Fernstehende sich über die wichtigsten Probleme der Kern- und Protoplasmaphysiologie, über Befruchtung, Vermehrung, Ernährung und die verschiedenen Reizerscheinungen der Protozoën orientieren kann.

In Vorbereitung befinden sich:

Einleitung in die Erkenntnistheorie für Naturwissenschaftler. Von Dr. H. Cornelius, Prof. an der Universität München.

Grundlinien einer Experimentalphysik für Ingenieure, nach Vorlesungen, gehalten an der Technischen Hochschule München. Von Dr. H. Ebert, Professor an der Technischen Hochschule München. Mit vielen Abbildungen. [ca. 400 S.] gr. 8. Geb. [Erscheint im Herbst 1910.]

Zellen- und Befruchtungslehre. Von Dr. R. Hertwig, Professor an der Universität München.

Biologie. Von Dr. R. Hesse, Professor an der Landwirtschaftlichen Hochschule zu Berlin, und Dr. F. Doflein, Professor an der Universität München.

Geodäsie. Eine Anleitung zu geodätischen Messungen für Anfänger mit Grundzügen der direkten Zeit- und Ortsbestimmung. Von Dr.-Ing. H. Hohenner, Professor an der Technischen Hochschule zu Braunschweig.

Die Wale. Eine Einführung in die Säugetierkunde. Von Dr. W. Kükenthal, Professor an der Universität Breslau. [Erscheint Ostern 1910.]

Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Tiere. Von Dr. O. Maas, Professor an der Universität München.

Allgemeine Wirtschaftsgeographie. Von Dr. K. Sapper, Professor an der Universität Tübingen.

Brennstoffe, deren Vorkommen, Gewinnung und Anwendung. Von Dr. G. Schultz, Professor an der Technischen Hochschule zu München.

Elektrische Entladungen in Gasen. Von Dr. M. Töpler, Professor an der Technischen Hochschule zu Dresden.

DIE KULTUR DER GEGENWART

Die osteuropäischen Literaturen und die slawischen Sprachen. (I, 9.) Bearbeit. von A. Bezzenberger, A. Brückner, V. v. Jagić, J. Máchal, M. Murko, F. Riedl, E. Setälä, G. Suits, A. Thumb, A. Wesselovsky, E. Wolter. Lex.-8. 1908. Geh. M. 10.—, in Leinwand geb. M. 12.—

„. . . Eingeleitet wird der Band mit einer ausgezeichneten Arbeit von Jagić über ‚Die slawischen Sprachen'. Ihr folgt eine Monographie der russischen Literatur aus der Feder des geistvollen Wesselovsky. Die südslawischen Literaturen von Murko sind hier in deutscher Sprache wohl erstmals zusammenfassend behandelt worden. Mit Wolters' Abriß der lettischen Literatur schließt der verdienstvolle Band, der jedem unentbehrlich sein wird, der sich mit dem einschlägigen Schrifttum bekannt machen will." (Berliner Lokal-Anzeiger.)

Die romanisch. Literaturen u. Sprachen. Mit Einschluß des Keltischen. (I, 11, 1.) Bearbeitet von H. Zimmer, K. Meyer, L. Chr. Stern, H. Morf, W. Meyer-Lübke. Lex.-8. 1909. Geh. M. 12.—, in Leinw. geb. M. 14.—

„Auch ein kühler Beurteiler wird diese Arbeit als ein Ereignis bezeichnen. Keiner der Versuche, die Geschichte mehrerer romanischen Literaturen zu schreiben, ist bisher völlig geglückt. Dem Verfasser dieser Gesamtdarstellung blieb es vorbehalten, das katalanische wie das portugiesische, das rumänische wie das provençalische Schrifttum ebenso gewissenhaft zu behandeln wie die große Geschichte der Weltliteraturen, und man merkt fast überall, daß Ergebnisse teils eigener Forschung, teils der Prüfung der besten von anderen geleisteten Arbeit zu lebensvoller Einheit abgerundet vorgelegt werden." (Jahrbuch für Zeit- und Kulturgeschichte.)

Staat und Gesellschaft Europas im Altertum. (II, 4, 1.) Bearbeitet von U. v. Wilamowitz-Moellendorff und B. Niese. 1910. [U. d. Pr.] Geh. ca. M. 8.—, in Leinwand geb. ca. M. 10.—

Staat und Gesellschaft der neueren Zeit (bis zur französischen Revolution). (II, 5, 1.) Bearbeitet von F. v. Bezold, E. Gothein, R. Koser. Lex.-8. 1908. Geh. M. 9.—, in Leinwand geb. M. 11.—

„Es ist ein bedeutsames Werk, das uns vorliegt, das Werk dreier Männer, die, jeder auf seinem Gebiete, anerkannt Hervorragendes geleistet haben und nun die gesicherten Ergebnisse langjähriger eigener und fremder Forschungen in abgeklärter, gediegener Form zusammenfassen und einem geschichtlich interessierten Publikum darbieten. Die drei Teile des Werkes stellen wohlgesonderte, in sich abgegrenzte Gebiete dar, die allemal wenigstens ein Jahrhundert umfassen und sich über alle wesentlichen Betätigungen des geschichtlich bedingten Menschen erstrecken." (Mitteilungen a. d. histor. Liter.)

Systematische Rechtswissenschaft. (II, 8.) Bearbeitet von R. Stammler, R. Sohm, K. Gareis, V. Ehrenberg, L. v. Bar, L. v. Seuffert, F. v. Liszt, W. Kahl, P. Laband, G. Anschütz, E. Bernatzik, F. v. Martitz. Lex.-8. 1906. Geh. M. 14.—, in Leinwand geb. M. 16.—

„Alle Materien des Rechts finden sich hier in anschaulicher Weise und in knapper Form systematisch dargestellt, wie sie sind und wie sie geworden sind, der Aufgabe entsprechend naturgemäß nur in ihren allgemeinen Grundzügen, aber mit erschöpfender Gründlichkeit, so daß auch dem Fernerstehenden ein klarer und vollständiger Überblick über die das Rechtsleben beherrschenden Gedanken und seine Ziele ermöglicht wird. Die Namen unserer ersten Rechtslehrer, welche die Stoffe bearbeitet haben, bieten Gewähr für eine hervorragende Lösung der Aufgabe." (Conrads Jahrb. f. Nationalökonomie u. Statistik.)

Allgem. Volkswirtschaftslehre. (II, 10, 1.) Von W. Lexis. Lex.-8. 1910. Geh. M. 7.—, in Leinw. geb. M. 9.—

Ein durch lichtvolle, großzügige Darstellung ausgezeichneter Überblick über die Grundtatsachen der Volkswirtschaft, wie er für jeden Gebildeten unserer Tage, in denen jeder Einzelne aufs engste mit dem Gewebe der Volkswirtschaft verknüpft ist, unentbehrlich ist.

In Vorbereitung befinden sich von Teil I und II ferner:

Aufgaben und Methoden der Geisteswissenschaften. (I, 2.) — **Europäische Religion des Altertums.** (I, III, 2.) — **Deutsche Literatur und Sprache.** (I, 10.) — **Englische Literatur und Sprache, skandinavische Literatur und allgemeine Literaturwissenschaft.** (I, XI, 2.) — **Die Musik.** (I, 12.) — **Orientalische Kunst. Europäische Kunst des Altertums.** (I, 13.) — **Europäische Kunst des Mittelalters und der Neuzeit. Allgemeine Kunstwissenschaft.** (I, 14.) — **Völker-, Länder- und Staatenkunde.** (II, 1.) — **Staat und Gesellschaft Europas im Altertum und Mittelalter.** (II, 4.) — **Staat und Gesellschaft der neuesten Zeit.** (II, V, 2.) — **System der Staats- und Gesellschafts-Wissenschaft.** (II, 6.) — **Allgemeine Rechtsgeschichte mit Geschichte der Rechtswissenschaft.** (II, 7.) — **Allgemeine Wirtschaftsgeschichte mit Geschichte der Volkswirtschaftslehre.** (II, 9.)

Teil III (in Vorbereitung):

Mathematik und Naturwissenschaften.

Abt. I. **Mathematik.** Abteilungsleiter: F. Klein-Göttingen.

Abt. II. **Die Vorgeschichte der modernen Naturwissenschaften und der Medizin.** Abteilungsleiter: W. His-Berlin. Bandredakteure: J. Ilberg-Leipzig, K. Sudhoff-Leipzig.

Abt. III. **Die Naturwissenschaften der Anorganischen.** Abteilungsleiter: E. Lecher-Wien. Bandredakteure: E. Warburg-Berlin, E. v. Meyer-Dresden, K. Schwarzschild-Potsdam, J. B. Messerschmidt-München, A. Rothpletz-München, E. Brückner-Wien.

Abt. IV. **Biologie.** Abteilungsleiter: R. v. Wettstein-Wien. Bandredakteure: K. Chun-Leipzig, W. Johannsen-Kopenhagen, Oskar Hertwig-Berlin, E. Strasburger-Bonn, M. Rubner-Berlin, Rich. Hertwig-München, R. v. Wettstein-Wien.

Abt. V. **Die medizinischen Wissenschaften.** Abteilungsleiter: F. v. Müller-München. Bandredakteure: F. Marchand-Leipzig, Max Gruber-München.

Abt. VI. **Anthropologie.** Abteilungsleiter: W. His-Berlin.

Abt. VII. **Naturwissenschaftliche Erkenntnistheorie und Psychologie.** Abteilungsleiter: F. Stumpf-Berlin.

Teil IV (in Vorbereitung):

Die technischen Kulturgebiete.

Abteilungsleiter: W. v. Dyck-München und O. Kammerer-Charlottenburg.

Bd. I. **Vorgeschichte der Technik.** Bandredakteur: C. Matschoß-Berlin.
Bd. II. **Verwertung der Naturkräfte zur Gewinnung mechanischer Energie.** Red.: M. Schröter-München.
Bd. III. **Umwandlung und Verteilung der Energie.** Red.: M. Schröter-München.
Bd. IV. **Bergbau und Hüttenwesen.** (Stoffgewinnung auf anorganischem Wege.) Red.: W. Bornhardt-Berlin.
Bd. V. **Land- und Forstwirtschaft.** (Stoffgewinnung auf organischem Wege.)
Bd. VI. **Mechanische Technologie.** (Stoffbearbeitung auf maschinentechnischem Wege.)
Bd. VII. **Chemische Technologie.**
Bd. VIII/IX. **Siedelungen.** Red.: W. Franz-Charlottenburg, C. Hocheder-München.
Bd. X/XI. **Verkehrswesen.** Red.: O. Kammerer-Charlottenburg.
Bd. XII. **Kriegswesen.** Red.: C. Cranz-Charlottenburg.
Bd. XIII. **Die technischen Mittel des geistigen Verkehrs.** Red.: A. Miethe-Halensee.
Bd. XIV. **Die technischen Mittel der Beobachtung und Messung.** Red.: A. Miethe-Halensee.
Bd. XV. **Technische Bildung.** Red.: W. v. Dyck-München.
Bd. XVI. **Die Technik in ihren Beziehungen zu den übrigen Kulturgebieten.** Red.: W. v. Dyck-München.
Bd. XVII. **Die Technik im Gesamtbild der Kultur.** Red.: W. v. Dyck-München.

Die Elemente der Mathematik.

Von Professor Dr. **E. Borel**, Deutsche Ausgabe besorgt von Professor **Paul Stäckel**. In 2 Bänden.
I. Band: **Arithmetik und Algebra.** Mit 57 Figuren und 3 Tafeln. 1908. In Leinwand geb. ℳ 8.60.
II. Band: **Geometrie.** Mit zahlreichen Figuren. 1909. In Leinwand geb. ℳ 6.40.

„Die besten Dienste wird das Buch nicht Lehrern und Schülern, sondern jener immer zahlreicher werdenden ‚Kategorie der Nichtmathematiker' leisten, die sich in vorgerückten Jahren genötigt sehen, auf die lange beiseite geschobene Mathematik zurückzugreifen; ... die überaus klaren, durch Beispiele aus dem täglichen Leben erläuterten Ausführungen u. die wohltuend einfache, konkrete, aber überall peinlich korrekte Darstellung werden die halb vergessenen Schulkenntnisse neu beleben, konzentrieren und so weit ergänzen, daß selbst der Weg zu dem ‚Gipfel der Differential- und Integralrechnung' kaum erhebliche Schwierigkeiten mehr bietet." **(Pädagog. Zeitung.)**

„Das Erscheinen dieses Buches ist ein Ereignis. Die Namen des französischen Verfassers und des deutschen Bearbeiters sind bereits von programmatischer Bedeutung. Emile Borel ist einer der hervorragendsten Funktionentheoretiker der Gegenwart und hat es nicht für zu gering erachtet, Schulbücher zu verfassen und in diese die von der modernen Reformbewegung geforderten Elemente aufzunehmen." **(Frankfurter Zeitung.)**

Elemente der Mathematik.

Von **J. Tannery**, Prof. an der Universität Paris, Subdirektor der École normale supérieure zu Paris. Mit einem geschichtlichen Anhang von **P. Tannery**. Autorisierte deutsche Ausgabe von Dr **P. Klaeß**. Mit einem Einführungswort von **Felix Klein.** [XII u. 339 S.] gr. 8. 1909. Geh. ℳ 7.—, in Leinw. geb. ℳ 8.—

„Das Buch bietet schon stofflich sehr viel, da es neben der Elementarmathematik auch die zur Lektüre naturwissenschaftlicher Bücher heute unerläßlichen Grundbegriffe der höheren Mathematik vermittelt; aber sein Hauptreiz liegt in der Darstellungsform. Selten ist wohl ein mathematisches Lehrbuch geschrieben worden, das so frei ist von leerem Formelwesen, das so mutig allen unnötigen Ballast preisgibt wie das vorliegende Werk." **(Naturwissenschaftliche Rundschau.)**

Mathematische Unterhaltungen und Spiele.

Von Dr. **W. Ahrens.** 2., vermehrte und verb. Aufl. In 2 Bänden. gr. 8. 1910. In Leinw. geb. I. Band. Mit 200 Figuren. ℳ 7.50. II. Band. [Erscheint im Sommer 1910.] Kleine Ausgabe: **Mathematische Spiele.** 170. Bändchen der Sammlung **„Aus Natur und Geisteswelt".** Mit einem Titelbild und 69 Fig. [VI u. 118 S.] 8. 1907. Geh. ℳ 1.—, in Leinw geb. ℳ 1.25.

„Der Verfasser wollte sowohl den Fachmann, den der theoretische Kern des Spieles interessiert, als den mathematisch gebildeten Laien befriedigen, dem es sich um ein anregendes Gedankenspiel handelt; und er hat den richtigen Weg gefunden, beides zu erreichen. Dem wissenschaftlichen Interesse wird er gerecht, indem er durch die sorgfältig zusammengetragene Literatur und durch Einschaltungen mathematischen Inhalts die Beziehungen zur Wissenschaft herstellt; dem Nichtmathematiker kommt er durch die trefflichen Erläuterungen entgegen, die er der Lösung der verschiedenen Spiele zuteil werden läßt und die er, wo nur irgend nötig, durch Schemata, Figuren und dergleichen unterstützt." (Prof. Czuber in der **Zeitschrift für das Realschulwesen.)**

Scherz u. Ernst in der Mathematik.

Geflügelte und ungeflügelte Worte. Von Dr. **W. Ahrens.** gr. 8. 1904. In Leinwand geb. ℳ 8.—

„Ein ‚Büchmann' für das Spezialgebiet der mathematischen Literatur ... Manch ein kurzes treffendes Wort verbreitet Licht über das Streben der in der mathematischen Wissenschaft führenden Geister. Hierdurch aber wird das sorgfältig bearbeitete Ahrenssche Werk eine zuverlässige Quelle nicht allein der Unterhaltung, sondern auch der Belehrung über Wesen, Zweck, Aufgabe und Geschichte der Mathematik." (J. Norrenberg in der **Monatsschrift für höhere Schulen.)**

„... Ich kann mir nicht anders denken, als daß dieses Buch jedem Mathematiker eine wahre Freude bereiten wird. Als ich es zum ersten Male in die Hände bekam, konnte ich mich gar nicht wieder davon losreißen, und seit ich es unter meinen Büchern stehen habe, ziehe ich es gar oft hervor, um darin zu blättern." (Friedrich Engel im **Literarischen Zentralblatt.)**

Die Mechanik.

Eine Einführung mit einem metaphysischen Nachwort von Professor **Ludwig Tesar.** Mit 111 Figuren. 1909. Geh. ℳ 3.20, in Leinw. geb. ℳ 4.—

Die Einführung will die Dunkelheiten mechanischer Einleitungen dadurch vermeiden, daß sie erklärt und nicht beschreibt, daß sie die Annahmen des mechanischen Weltbildes allmählich herausarbeitet, daß sie also bewußt dem Wahnbilde einer „hypothesenfreien Wissenschaft" entgegentritt. — Die Kraft ist von ihrer Äußerung geschieden; die Bewegungslehre ist der eigentlichen Mechanik gegenübergestellt; der Begriff des materiellen Punktes wird benutzt. Die mechanischen Sätze werden an wirklichen Vorgängen erläutert. Mathematische Formeln sind vermieden, rechnerische Herleitungen sehr elementar gehalten. Um aber auch weitergehenden Ansprüchen zu genügen, führt das Werk in zwischengeschobenen, kleingedruckten Teilen in das Unendlichkeitskalkul vom mechanischen Standpunkte, ferner auch in einen Teil der Ideen Hartmanns, des Monisten, ein.

Der kleine Geometer.

Von **G. C. u. W. H. Young.** Deutsch von **S.** und **F. Bernstein.** Mit 127 Textfiguren und 3 bunten Tafeln. In Leinwand geb. ℳ 3.—

„... Wieviel Schulnot könnte den Kindern erspart bleiben, wenn ihnen so halb im Spiel das geometrische Sehen und Denken beigebracht, der geometrische Instinkt geweckt würde! Wie ganz anders treten sie an die so gefürchtete Schulmathematik heran! Übersetzer wie Verleger verdienen den Dank der Eltern und der Jugend für diese deutsche Ausgabe, die sich nicht nur durch glatte, flüssige Diktion — man merkt nicht, daß man eine Übersetzung liest — sondern auch durch vorzügliche Ausstattung auszeichnet." **(Münch. Neueste Nachr.)**

Das Feuerzeug.

Von **Ch. M. Tidy.** Nach dem englischen Original bearbeit. von **P. Pfannenschmidt.** Mit 40 Fig. 1907. In Leinw. geb. ℳ 2.—

„... Daß es dem Verfasser gelungen ist, jugendlichen Lesern von der geistigen Reife unserer Quartaner und Tertianer chemische und physikalische Erscheinungen ohne Vorkenntnisse klarzumachen, ist nicht das, was für das Buch charakteristisch ist, sondern daß es schlicht, einfach und spannend von scheinbar kleinen Dingen redet, hinter denen der große Hintergrund wirkungsvoll hervorleuchtet. Die Behandlung des Stoffes ist mustergültig." **(Himmel und Erde.)**

Chemisches Experimentierbuch für Knaben.

Von Prof. Dr. **Karl Scheid.** 2. Auflage. Mit 79 Abbildungen. 1907. In Leinw. geb. ℳ 3.20.

„... Das kleine Buch ist für den genannten Zweck mit außerordentlichem Geschick zusammengestellt. Es vermeidet unnütze Spielereien und erschließt vor allen Dingen die wichtigsten Gegenstände des alltäglichen Lebens dem jugendlichen Experimentator." **(Annalen der Physik.)**

„... Zugegeben, daß bei selbständigen Versuchsanstellungen fünfzehnjähriger Knaben noch manche Spielerei und manches Mißverständnis mit unterläuft, — das Gesamtergebnis solcher selbst handanlegenden Beschäftigung ist höher einzuschätzen als der durch das Anstaunen der Versuche und durch das Anhören der vom Lehrer angeknüpften Erörterungen zu erwartende Gewinn." **(Jahresberichte über das höhere Schulwesen.)**

Natur-Paradoxe.

Ein Buch für die Jugend zur Erklärung von Erscheinungen, die mit der täglichen Erfahrung in Widerspruch zu stehen scheinen. Nach Dr. **W. Hampsons** „Paradoxes of Nature and Science" bearbeitet von Dr. **C. Schäffer.** Mit 4 Tafeln und 65 Textbildern. 1907. In Leinw. geb. ℳ 3.—

„... Das Buch wird vor allem der Jugend Freude bereiten, die daraus ersehen kann, wie vielfältig die Naturgesetze, die die Schule lehrt, angewendet werden können; überall sind Anleitungen gegeben, wie man die Versuche selbst mit ganz wenigen Mitteln durchführen kann. Aber auch sonst wird es jedem, der es nicht verlernt hat, über das Getriebe des täglichen Lebens hinaus im aufmerksamen Beobachten der Natur Erholung und Anregung zu suchen, ein vortrefflicher Führer sein." **(Die Hilfe.)**

Ostasienfahrt. Von Franz Doflein. Erlebnisse und Beobachtungen eines Naturforschers in China, Japan und Ceylon. Mit zahlreichen Abbildungen sowie mit 4 Karten. 1906. In Leinwand geb. M. 13.—

„Dofleins Ostasienfahrt gehört zu den allerbesten Reiseschilderungen, die Referent überhaupt kennt, die er getrost neben die Darwins stellen möchte, nur daß an Stelle der ernsten Bedächtigkeit und Zurückhaltung des Briten das lebhafte Temperament des Süddeutschen tritt, dem das Herz immer auf der Zunge liegt, und der deshalb auch vor einem kräftigen Wort nicht zurückscheut, wo es die Verhältnisse aus ihm herausdrängen. Es liegt eine solche Fülle feinster Natur- und Menschenbeobachtung in dem Werk, über das Ganze ist ein solcher Zauber künstlerischer Auffassung gegossen, und allen Eindrücken ist in geradezu meisterhafter Sprache Ausdruck verliehen, daß das Ganze nicht wirkt wie eine Reisebeschreibung, sondern wie ein Kunstwerk, dem der Russisch-Japanische Krieg, der zur Zeit der Reise gerade wütete, einige dramatische Akzente verleiht. Auch die Ausstattung des Werkes ist eine vorwiegend feinsinnig künstlerische." (Die Umschau.)

Die Polarwelt und ihre Nachbarländer. Von Otto Nordenskjöld. Mit 77 Abbildungen und einem farbigen Titelbild. 1909. In Leinwand geb. M. 8.—

„Nordenskjöld, der hierzu jedenfalls wie kein zweiter berufen erscheint, unternimmt es in vorliegendem Werke, aus der Polarliteratur und gestützt auf reiche, eigene Erfahrungen, die wichtigsten geographischen Gesichtspunkte in systematischer Form herauszuheben und eine wissenschaftliche Morphologie der Polarwelt zu zeichnen. N. zieht die ganze Polarwelt in den Kreis seiner Betrachtungen und betont sowohl das Gemeinsame des polaren Wesens wie das Besondere der einzelnen Polarregionen. Er führt uns nach Grönland, Island, Spitzbergen, in die Südpolarländer, nach Nordamerika, Alaska, Sibirien und in die nordwesteuropäischen Gebiete. Wir lernen die Bevölkerung in ihren Sitten, Gebräuchen, Erwerbsquellen kennen; die Tier- und Pflanzenwelt, das Klima, die geologischen und topographischen Formationen und sonstige geographische Momente finden sachkundige Würdigung. Bei dem großen Interesse für die Polarwelt wird das Buch auch über Fachkreise hinaus großen Anklang finden." (Liter. Handweiser.)

Auf Java und Sumatra. Von K. Giesenhagen. Streifzüge und Forschungsreisen im Lande der Malaien. Mit 16 farbigen Vollbildern, zahlreichen Abbildungen und einer Karte. 1902. Geh. M. 9.—, in Leinwand geb. M. 10.—

„. . . So ist auch die obige Erzählung seiner vielfach abenteuerlichen Fahrt durch Dschungel und Urwald, als ein Nebenergebnis seiner ernsten Forscherarbeit, vorweg vom Standpunkte des Botanikers aus und zur Freude des gleichgesinnten Verehrers der scientia amabilis, aber auch des naturliebenden Landwirts und des Kolonialfreundes geschrieben. Ein eigenes buntes Leben tut sich daneben in der überreichen Fülle vorzüglicher in naturwissenschaftlicher, landwirtschaftlicher, wie volkskundlicher Beziehung höchst charakteristisch gewählter Abbildungen auf." (Wochenblatt des Johanniter-Ordens Balley Brandenburg.)

Eine Australien- und Südseefahrt. Von A. Daiber. Mit zahlreichen Abbildungen und einer Kartenbeilage. 1902. In Leinw. geb. M. 7.—

„Was bislang in deutscher Sprache über Australien geschrieben worden ist, ist äußerst gering und mangelhaft. Erst die gegenwärtige Schrift, die auf Grund eingehender Studien an Ort und Stelle verfaßt worden ist, kann den Anspruch erheben, über Land und Leute des neuen Erdteils, über die Entwicklung und das Leben in Australien und der Südsee in befriedigender und ausführlicher Weise berichten zu können. Die Schrift fesselt vom Anfange bis zum letzten Satze und gewährt dem Lehrer für Erd- und Völkerkunde ebenso wie dem Naturwissenschaftler und Kaufmann eine reiche Fundgrube tatsächlichen Anschauungsmaterials, das alle Erscheinungen früherer Jahre in den Schatten stellt." (Odd Fellow.)

Mittelmeerbilder. Gesammelte Abhandlungen zur Kunde der Mittelmeerländer. Von Th. Fischer. 1906. Geh. M. 6.—, in Leinwand geb. M. 7.— Neue Folge. 1908. Mit 8 Kärtchen. Geh. M. 6.—, in Leinw. geb. M. 7.—

„Alle Freunde des Mittelmeergebiets, der alten Heimstatt unserer wirtschaftlichen Bildung, des ewig jungen Zauberkreises erfrischender, neu anregender Eindrücke in den Erholungspausen des Lebenstagewerks, werden es dem Verfasser Dank wissen, daß er, nachdem er die gewichtigen Früchte seiner planvollen Forschungen in bedeutenden Werken und gehaltvollen Einzelstudien niedergelegt, nun auch die anmutigen Blüten, die er an seinen Wanderpfaden gepflückt, und die für die ganze gebildete Welt bestimmten Zusammenfassungen seiner Eindrücke von Ländern seines besonderen Arbeitsfeldes, Augenblicksbilder ihrer Zustände und vor- und rückwärts gekehrte Übersichten ihrer Entwicklung und ihrer Bedeutung hier vereint hat." (Petermanns Mitteilungen.)

Das Mittelmeergebiet. Seine geographische und kulturelle Eigenart. Von A. Philippson. 2. Auflage. Mit 9 Figuren, 13 Ansichten und 10 Karten auf 15 Tafeln. 1907. In Leinwand geb. M. 7.—

„Von dem höchsten Standpunkt aus, auf den die heutige Wissenschaft den Forscher zu stellen vermag, läßt der Verfasser seinen Leser die unendliche, von nicht auszugenießenden Reizen verklärte Mannigfaltigkeit der Naturerscheinungen am Mittelmeer überschauen. . . . Nicht nur der Laie, der von dem Forscher Aufschluß und Belehrung erwartet, wird für diese dankbar sein, auch die Gelehrten, deren Facharbeiten auf naturwissenschaftlichem, historischem, volkswirtschaftlichem Gebiet hier zu einem einheitlichen Bilde vereinigt sind, werden zweifellos in ihm wertvolle Anregungen finden. . . . Auf dem Gebiete der deutschen, das ganze Mittelmeer umfassenden Literatur steht Prof. Philippsons Werk unbedingt an erster Stelle und wird wohl auch in der außerdeutschen keinen ebenbürtigen Genossen haben." (Norddeutsche Allgemeine Zeitung.)

Weltreisebilder. Von Julius Meurer. Mit 116 Abbildungen sowie einer Weltkarte. 1893. In Leinwand geb. M. 9.—

„. . . Ich möchte behaupten, daß der ‚Meurer' unter Umständen bessere Dienste tun kann als der ‚Baedeker'. Denn nicht nur zu stillvergnügten Weltreisen in Kämmerlein und Studierstube, wie sie Jörn Uhls alter Onkel so leidenschaftlich betrieb — auch für die Praxis ist das Buch äußerst schätzbar. Es unterrichtet über Kultur und Geschichte der exotischen Länder, über Volkscharakter, Entwicklung oder Verfall der verschiedenen Rassen und beherrscht mit gleicher Sicherheit die Mysterien religiöser Kulten wie die Fähigkeit, die prachtvolle Vegetation ferner Reiche zu veranschaulichen. Die ‚Weltreisebilder' werden sich in ihrer gediegenen Ausstattung viele Freunde erwerben." (Die Zeit.)

Kairo - Bagdad - Konstantinopel. Von E. v. Hoffmeister. Mit 11 Vollbildern und 157 Abbildungen sowie einer Kartenbeilage. 1910. In Leinwand geb. M. 8.—

„General v. Hoffmeister hat im Frühling dieses Jahres eine großangelegte Reise unternommen, die ihn von Ägypten über Damaskus, Palmyra, Bagdad, Kerbela, Babylon, Assur, Ninive und quer durch Kleinasien nach Konstantinopel führte. Er berichtet in seinen ansprechenden, lebendigen und gemütstiefen Weise darüber. Aber dieses Buch bietet uns mehr als eine bloße Reiseschilderung. Jahrelange gründliche Studien über Natur, Volkstum und Geschichte des Orients, deren Ergebnisse H. mit geschickter Hand in die Erzählung einzuflechten wußte, erheben sein Werk weit über den Durchschnitt. . . . Zusammenfassend sei nur noch bemerkt, daß es eine Fundgrube ist, in geographischer und ethnographischer, historischer und kulturhistorischer Hinsicht." (Tägliche Rundschau.)



